ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 91

4

АПРЕЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 3: 25.03.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 16.03.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.7. Уч.-изд. л. 13.2. Тираж 425 экз. Тип. зак. № 135. С 54

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.nauka.nw.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.524.3 (571.62)

© С. В. Осипов

СЕРИЙНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ УЧАСТКОВ ЗОЛОТОДОБЫЧИ В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

S. V. OSIPOV. SERIAL VEGETATION OF GOLD MINING SITES IN THE TAIGA ZONE RIVER BASIN

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 310193
E-mail: osipov@ibss.dvo.ru
Поступила 10.03.2005
Окончательный вариант получен 01.11.2005

Изучен растительный покров, образовавшийся на месте разработки россыпных месторождений золота открытым способом. Охарактеризованы 7 сукцессионных серий растительности. Ведущая роль в лесообразовательном процессе на изученных полигонах принадлежит *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens* и *Betula platyphylla*. На основе дисперсионного анализа определена сила влияния 3 факторов (географическое положение, топографическое положение и возраст техногенного рельефа) на ярусы, биоморфные и эколого-ценотические группы видов, виды.

Ключевые слова: антропогенная растительность, техногенный рельеф, бореальные леса, серия, сукцессия, Дальний Восток.

Площадь техногенных ландшафтов, созданных в процессе освоения месторождений полезных ископаемых, на российском Дальнем Востоке продолжает увеличиваться. Однако знания о сукцессионных процессах на таких территориях остаются весьма фрагментарными. Сведения о процессах самовосстановления растительности на месте разработки россыпных месторождений содержатся в ряде работ (Крупская, 1992; Сапожников и др., 1994; Москалюк, 1995; Шлотгауэр, Заугольная, 1997; Шлотгауэр, 2000; Беликович, 2001; Осипов, Бурундукова, 2005, и др.), но количественные оценки влияния факторов отсутствуют. Задачи настоящей статьи — охарактеризовать сукцессионные серии растительности, сформировавшейся на месте разработки россыпных месторождений золота, и оценить степень влияния, которое оказывают на нее возраст техногенного рельефа и экологические факторы двух уровней (субрегионального и внутриландшафтного).

Материал и методы

Исследования проведены в 2000—2002 гг. в Хабаровском крае (административные районы Верхнебуреинский и им. П. Осипенко) на участках трех приисков. Бывший прииск Софийский: среднее течение р. Олга (окрестности пос. Софийск, 52°14′ с. ш., 133°57′ в. д., 900 м над ур. м.); среднее течение р. Тайон-Эльга (верховья р. Ниман, 52°09′ с. ш., 134°02′ в. д., 920 м над ур. м.). Прииск Кербинский: верховья р. Нилан (окрестности бывшего пос. Попутный, 52°08′ с. ш., 135°20′ в. д., 450 м над ур. м.); низовья р. Гонгрен (среднее течение р. Керби, 52°18′ с. ш.,

135°36′ в. д., 200 м над ур. м.); р. Сулакиткан (среднее течение р. Керби, 52°13′ с. ш., 135°42′ в. д., 300 м над ур. м.). Бывший прииск Херпучинский: бассейн р. Херпучинка (низовья р. Амгунь, 52°59′ с. ш., 138°50′ в. д., 50 м над ур. м.). На участках Софийского прииска автором изучены полигоны с 1965 г., Кербинского — с 1910-х годов, Херпучинского — с 1934 г. по настоящее время.

Крупные месторождения (расположенные, как правило, в более широких долинах) разработаны драгами, небольшие — гидромониторами. В результате горных работ образуется особый техногенный рельеф. На дражных полигонах это вскрышные и дражные отвалы, пазухи, дамбы (преобладают дражные отвалы, изредка встречаются отстойники и каналы), на полигонах гидромеханизированной добычи это вскрышные и эфельные отвалы, отстойники, дамбы (преобладают эфельные отвалы, изредка встречаются галечные отвалы, каналы, карьеры). Далее приведена краткая характеристика основных элементов рельефа для изученных полигонов.

Вскрышные отвалы формируются в результате сгребания бульдозерами поверхностного почвенно-грунтового слоя, не содержащего золота (или содержащего его в количестве меньше нормативного). Мощность этого слоя колеблется от нескольких дециметров до нескольких метров. Отдельного складирования почвы не производится. Высота вскрышных отвалов — несколько метров.

Дражные отвалы образуются в результате промывки горной породы драгой. Их средняя высота — 2—3 м над уровнем воды в пазухе, но встречаются отвалы высотой до 5 м. Нерекультивированные дражные отвалы имеют выраженный микрорельеф из прилегающих друг к другу серповидных бугров. Перепад высот между вершиной бугра и прилежащими ложбинами составляет в среднем около 1 м. Верхний слой отвалов образован стакерным материалом — наиболее крупной каменистой (галечной) фракцией: диаметр камней (5) 10—20 см, пористость слоя 5—10 %, мелкозема практически нет. В результате технической рекультивации выравнивается микрорельеф, снижается общая высота отвалов, поверхностный слой уплотняется и оказывается сложенным более мелкими песчаными и каменистыми фракциями.

Эфельные отвалы образуются в результате промывки золотосодержащей породы гидроприборами и сложены песчано-каменистым материалом. Нерекультивированные эфельные отвалы представляют собой бугры высотой 4—6 (10) м со склонами крутизной до 40°, после технической рекультивации это бугры 2—3 м со склонами до 10—20°.

Отстойники создаются для очистки воды от взвеси минеральных частиц. Процессы седиментации приводят к тому, что дно отстойников слагается глинисто-песчаными фракциями, при этом мощность отложений достигает 1—3 м. После прекращения горных работ отстойники заболачиваются или на их месте водотоками формируется молодая пойма.

Пазухи — это понижения, образующиеся вдоль дражных отвалов и заполненные водой (не полностью засыпанная часть дражного котлована). Так как при разработке россыпных месторождений положение каналов, проток и даже русла неоднократно меняется, в пазухах, по которым пропускается водный поток, обычно формируется молодая пойма. В замкнутых пазухах идут аккумуляция песчано-глинистого и органического материала и формирование болот.

Изученные полигоны расположены в горно-таежных ландшафтах. Растительный покров соседних территорий значительно изменен в результате многократных рубок и пожаров. В настоящее время на склонах преобладают производные лиственничные (*Larix cajanderi*) и белоберезовые (*Betula platyphylla*) редколесья, сохранившиеся участки поймы занимают чозенники, ивняки, тополевники.

Полигоны расположены на южной границе распространения многолетней мерзлоты. Они имеют существенные температурные различия (табл. 1). Обращает внимание то, что наиболее теплым является район Кербинского прииска, расположенный между более холодными районами.

В основе исследования лежит изучение растительного покрова на однотипных элементах техногенного рельефа разного возраста. Сроки разработки полигонов и формирования рельефа установлены на основе документации и подтверждены в процессе натурных исследований.

Всего выполнено 220 полных геоботанических описаний на разработанных участках и 40 описаний — на прилежащих целинных территориях. Для количественного анализа использовано 162 геоботанических описания, выполненных на основных элементах техногенного рельефа разного возраста. Размер пробных площадей от 50 до 200 м².

Подготовка и анализ материала выполнены программами MS Exel и Statistica. Использован однофакторный дисперсионный анализ, на основе которого определены величины влияния 3 факторов — географического положения, топографического положения и возраста рельефа — на основные характеристики производной растительности. Показатель силы влияния (Плохинский, 1970) равен отношению факториальной дисперсии (SS_{effect}) к общей ($SS_{effect} + SS_{error}$): $\eta^2 = SS_{effect} / (SS_{effect} + SS_{error})$. Его значения заключены в интервале от 0 до 1 (или от 0 до 100 %). Геоботанические описания распределены по 3 географическим районам, которые соответствуют Софийскому, Кербинскому и Херпучинскому приискам, и 4 типам местоположения в рельефе: на вскрышном (1), дражном (2) и эфельном (3) отвалах, в пазухе или отстойнике (4). Для возраста рельефа использована следующая шкала: 2 (0—4)—10 (5—14)—20 (15—24)—30 (25—34)—40 (35—44)—50 (45—54)—60 (55—64)—70 (65—74) —80 (75—84) лет.

Для оценки влияния факторов использованы следующие характеристики растительности: надземная сомкнутость и высота каждого вида сосудистых растений, мохообразных, лишайников, биоморфных и эколого-ценотических групп видов, ярусов, численность древесного подроста. Характеристика эколого-ценотических групп сосудистых растений дана в работе С. В. Осипова и Т. А. Безделевой (2003). Названия видов приведены по сводке «Сосудистые растения...» (1985—1996).

ТАБЛИЦА 1

Средние многолетние значения климатических характеристик (Справочник..., 1966, 1968; Петров и др., 2000)

Климатические характеристики	Метеостанция и ее расположение		
	Софийский прииск (район Софийского прииска)	Веселая Горка (район Кербинского прииска)	Удинское (район Херпучинского прииска)
Средняя годовая температура воздуха, °С	−7.5	−1.5	−3.8
Средняя температура воздуха самого холодного месяца — января, °С	−33.3	−24.4	−29.2
Средняя температура воздуха самого теплого месяца — июля, °С	15.1	18.1	17.6
Сумма средних суточных температур воздуха выше 10 °С	1094	1739	1604
Атмосферные осадки, мм/год	722	620	596

Результаты и обсуждение

На изученных полигонах выявлены 7 типов сукцессионных серий растительности.

Серия 1 приурочена к высоким (3—5 м) дражным отвалам, сложенным крупной галькой. На этих участках грунт характеризуется высокой пористостью и практически полным отсутствием мелкозема. Для них характерны промывной (можно сказать, провальный) режим увлажнения, вынос элементов минерального питания и мелкозема (притом, что процессы выветривания весьма замедлены), контрастный температурный суточный режим вегетационного сезона (сильный нагрев в солнечные дни, охлаждение в ясные ночи). На таких участках зарастание представляет собой постепенное формирование лишайниковой пустоши. Первая стадия — лишайниковая агрегация и семиагрегация — заключается в поселении и разрастании эпилитных накипных и кустистых лишайников и длится примерно 30—50 лет. Вторая стадия — сомкнутого покрова кустистых лишайников (самым массовым видом среди них является *Stereocaulon paschale*), — по-видимому, может длиться многие десятилетия (эта стадия выявлена на отвалах 1910-х годов).

Серия 2 представлена там, где поверхностный слой дражных отвалов образован легко выветриваемыми породами или содержит включения глины (поступившей в отвал в виде комьев) или древесину (встречается в отвалах при плохой расчистке полигона). Эта же серия представлена на дражных отвалах после технической рекультивации и даже после разового прохождения бульдозера, в результате чего уменьшается пористость грунта и верхний слой оказывается образованным не только каменистой, но и более мелкими фракциями. В таких случаях ведущую роль играют поселение древесных пород и формирование древесной растительности. Первая стадия — агрегация и семиагрегация древесного подроста — длится 10—20 лет. С первых лет поселяются *Populus suaveolens*, *Betula platyphylla*, *Larix cajanderi* и некоторые виды трав (*Chamerion angustifolium*, *Agrostis scabra* и др.), кустарников и лишайников. Вторая стадия — лес или редколесье — длится несколько десятков лет (наблюдалась на отвалах 1930—1960-х годов). Более или менее сомкнутый древостой образуют в основном *Larix cajanderi*, *Betula platyphylla* и *Populus suaveolens*. Кустарниковый ярус не выражен (на 40 % пробных площадей кустарники вообще отсутствуют, в остальных случаях сомкнутость крон редко превышает 0.1—0.2). Наиболее часто встречается *Sorbaria sorbifolia*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса редко превышает 10—20 %, часто (более чем на 40 % пробных площадей) кустарнички и травы вообще отсутствуют. Чаще других встречается *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. uliginosum*. Мохово-лишайниковый ярус имеет невысокое проективное покрытие (порядка 10—30 %), чаще других встречаются мхи: *Racomitrium canescens*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Ceratodon purpureus* и лишайники: *Cladonia cornuta*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia amaurocraea*, *Cladina rangiferina*. На поверхности камней нередко обильна зеленая водоросль *Trentepohlia adorata*.

Серия 3 характерна для эфельных отвалов, как рекультивированных, так и не затронутых рекультивацией. Первая стадия — агрегация и семиагрегация древесного подроста — длится 5—10 лет: быстрее завершается на рекультивированных отвалах, дольше — на нерекультивированных (из-за активных эрозионных процессов на склонах). В этот период представлен обильный подрост *Salix schwerinii*, *S. rorida*, *Populus suaveolens*, а также *Larix cajanderi* и *Betula platyphylla*. Появляются травы (*Agrostis scabra*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Crepis*

tectorum и др.) и мхи (*Ceratodon purpureus*, *Racomitrium canescens*). Вторая стадия — лес или редколесье — длится несколько десятков лет (наблюдалась на отвалах 1940—1970-х годов). В этот период формируется более или менее сомкнутый древостой в основном из *Larix cajanderi* и/или *Populus suaveolens*, обычно с небольшим обилием присутствует *Betula platyphylla*. Регулярно встречается подрост *Picea ajanensis* (если этот вид произрастает на соседних целинных участках, то численность его подроста на отвалах составляет 1000—3000 шт. и более на гектар). Кустарниковый и травяно-кустарничковый ярусы обычно слабо развиты (проективное покрытие последнего в большинстве случаев составляет 1—3 %). Чаще других встречаются *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Sorbaria sorbifolia*, *Agrostis scarba* и *Crepis tectorum*. Мохово-лишайниковый ярус имеет проективное покрытие порядка 10—30 % и в основном образован *Stereocaulon paschale* и *Pleurozium schreberi*.

Серия 4 представлена на вскрышных отвалах, верхний слой которых сложен подпочвенными аллювиальными или делювиальными отложениями (в основном это относительно мощные отвалы высотой несколько метров). Первая стадия не наблюдалась. Вторая стадия — лес — длится несколько десятков лет (наблюдалась на отвалах 1970-х годов). Основными древесными породами здесь являются *Betula platyphylla* и *Larix cajanderi*, а также *Populus suaveolens*. В чистых и смешанных молодняках этих древесных пород кустарниковый ярус с сомкнутостью крон 0.2—0.3 образован *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea salicifolia* и *Rubus sachalinensis*. В лиственных молодняках развит кустарничково-травяной ярус из *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum* и других видов, мохово-лишайниковый ярус имеет низкое проективное покрытие и сложен мхами. Лиственничные молодняки обычно мертвопокровные.

Серия 5 характерна для вскрышных отвалов, верхний слой которых сложен преимущественно почвенными горизонтами (в основном это маломощные отвалы). Зарастание начинается сразу после формирования субстрата. В первые же 1—2 года массово разрастаются *Salix schwerinii*, *S. rorida*, *S. udensis*, *Calamagrostis langsdorffii* и некоторые другие виды, формируя травяно-ивовые заросли, в значительной степени замкнутые для подселения других древесных пород. Впоследствии ивняки с травяным ярусом существуют десятки лет.

Серия 6 представлена в тех пазухах и отстойниках, где образуется пойма. На молодой пойме, обычно сложенной каменисто-песчаными отложениями, формируются ивняки (*Salix schwerinii*, *S. udensis*), чозенники (*Chosenia arbutifolia*) и изредка ольховники (*Alnus hirsuta*).

Серия 7 приурочена к более или менее замкнутым отстойникам и изредка пазухам. По мере заполнения песчано-глинистыми и органическими осадками в них формируются осоковые (*Carex appendiculata* и др.) или хвощовые (*Equisetum palustre*) болота.

После разработки месторождения на полигоне представлены существенно различные условия для поселения и произрастания растений. Поэтому в последующем растительный покров любого полигона представляет собой комбинацию нескольких сукцессионных серий. На дражных полигонах основную площадь занимает серия 2, на участках, отработанных гидромеханизированным способом, преобладает серия 3 (табл. 2).

Выявленные сукцессионные серии существенно различаются по многим характеристикам. В частности, очевидны значительные различия по длительности начальной стадии — несомкнутой растительной группировки (агрегации и семиагрегации). Так, в серии 5 (на маломощных вскрышных отвалах) растительность

ТАБЛИЦА 2

Участие разных сукцессионных серий растительности в сложении растительного покрова изученных полигонов

Способы разработки месторождений и основные элементы рельефа	Сукцессионные серии растительности						
	1	2	3	4	5	6	7
Дражный	+	++	—	+	—	+	+
Дражные отвалы	+	++	—	—	—	—	—
Вскрышные отвалы	—	—	—	++	—	—	—
Пазухи	—	—	—	—	—	++	+
Отстойники	—	—	—	—	—	++	+
Гидромеханизированный	+	+	++	+	+	+	+
Эфельные отвалы	—	—	++	—	—	—	—
Вскрышные отвалы	—	—	—	++	++	—	—
Отстойники	—	—	—	—	—	++	++

Примечание. Степень участия растительности: «++» — широко распространена, «+» — встречается, «—» — отсутствует.

смыкается уже в первый вегетационный сезон. В сериях 3 (на эфельных отвалах), 6 (в пойме) и, судя по всему, 4 (на вскрышных отвалах) стадия несомкнутой группировки завершается в течение нескольких лет. Также за несколько лет с момента поселения смыкается растительность в серии 7 (в пазухах и отстойниках), однако процесс заполнения пазухи органическими и минеральными осадками и превращения озера в болото нередко занимает десятилетия. В сериях 1 и 2 (на дражных отвалах) стадия агрегации и семиагрегации длится несколько десятилетий.

Продолжительность начальных стадий сукцессии является хорошим индикатором благоприятности—неблагоприятности условий в самом общем виде. В этом контексте наиболее благоприятные условия для формирования растительного покрова складываются на маломощных вскрышных отвалах, наименее благоприятные — на дражных отвалах и в глубоких заполненных водой пазухах.

В табл. 3 приведена величина влияния 3 факторов — возраста техногенного рельефа, географического положения и топографического положения (последний фактор отражает расположение на определенном элементе рельефа) — на ярусы растительности, виды, биоморфные и эколого-ценотические группы.

Сильное совместное влияние все 3 фактора (возраст рельефа, географическое и топографическое положение) оказывают на травяно-кустарничковый ярус (0.71 — на сомкнутость, 0.64 — на высоту), меньшее — на древесный (0.55 и 0.55) и мохово-лишайниковый (0.44 и 0.41). При раздельном рассмотрении мхов и лишайников выявляется более сильное влияние факторов — 0.50 и 0.54 соответственно (против 0.44 для мохово-лишайникового покрова). Сильное совместное влияние факторов характерно не только для трав в целом, но и для отдельных экобиоморфных и эколого-ценотических групп травянистых растений: для покрытосеменных травянистых поликарпиков (0.61), в том числе для длиннокорневищных видов (0.64), для травяно-болотной (0.70) и луговой (0.68) групп.

Для основных древесных пород совместное влияние трех факторов составляет: для *Betula platyphylla* — 0.45, *Larix cajanderi* — 0.44 и *Populus suaveolens* — 0.39. Для подроста двух последних видов это влияние выше (соответственно 0.53 и 0.58). Для наиболее активных видов трав влияние трех факторов равно 0.69 — для *Calamagrostis langsdorffii* и 0.30 — для *Chamerion angustifolium*. Наибольшее совмест-

ТАБЛИЦА 3

Величина влияния факторов на элементы растительности

Характеристика растительности	Полигоны в целом									Дражные отвалы				
	географическое положение		топографическое положение		возраст		географическое и топографическое положение и возраст		встречаемость	географическое положение		возраст		встречаемость
	η^2	p	η^2	p	η^2	p	η^2	p		η^2	p	η^2	p	
Ярусы														
Древесный														
сомкнутость	0.04	0.05	**0.08**	**0.01**	**0.27**	**0.00**	**0.55**	**0.00**	106	0.04	0.31	0.16	0.16	50
высота	**0.06**	**0.01**	0.05	0.06	**0.38**	**0.00**	**0.55**	**0.00**	106	0.06	0.12	**0.25**	**0.01**	50
Кустарниковый														
сомкнутость	**0.05**	**0.02**	0.03	0.14	**0.10**	**0.04**	0.34	0.09	102	0.06	0.13	0.14	0.25	44
высота	**0.11**	**0.00**	0.04	0.07	**0.15**	**0.00**	**0.37**	**0.03**	102	**0.11**	**0.03**	0.20	0.05	44
Травяно-кустарничковый														
сомкнутость	0.02	0.26	**0.54**	**0.00**	0.05	0.36	**0.71**	**0.00**	142	0.06	0.13	0.09	0.55	49
высота	**0.10**	**0.00**	**0.22**	**0.00**	0.07	0.23	**0.64**	**0.00**	142	**0.16**	**0.00**	**0.21**	**0.04**	49
Мохово-лишайниковый														
сомкнутость	**0.12**	**0.00**	0.03	0.23	0.09	0.06	**0.44**	**0.00**	144	**0.14**	**0.01**	**0.26**	**0.01**	66
высота	0.00	0.87	0.03	0.14	**0.16**	**0.00**	**0.41**	**0.00**	144	0.01	0.62	**0.22**	**0.03**	66
Биоморфные группы														
Деревянистые растения (деревья, кустарники и кустарнички (включая подрост)), сомкнутость	**0.04**	**0.04**	**0.09**	**0.00**	**0.19**	**0.00**	**0.46**	**0.00**	147	0.06	0.14	0.12	0.33	59
Травы														
сомкнутость	0.02	0.27	**0.58**	**0.00**	0.06	0.24	**0.72**	**0.00**	137	0.05	0.18	0.08	0.61	47
высота	**0.11**	**0.00**	**0.24**	**0.00**	0.07	0.20	**0.64**	**0.00**	137	**0.17**	**0.00**	**0.22**	**0.03**	47
Мхи														
сомкнутость	**0.20**	**0.00**	**0.07**	**0.01**	**0.12**	**0.01**	**0.50**	**0.00**	138	**0.14**	**0.01**	0.17	0.10	63
высота	0.00	0.76	0.03	0.13	0.09	0.05	**0.49**	**0.00**	138	0.06	0.13	0.11	0.37	63

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Характеристика растительности	Полигоны в целом									Дражные отвалы				
	географическое положение		топографическое положение		возраст		географическое и топографическое положение и возраст		встречаемость	географическое положение		возраст		встречаемость
	η^2	p	η^2	p	η^2	p	η^2	p		η^2	p	η^2	p	
Лишайники														
сомкнутость	**0.07**	**0.00**	**0.17**	**0.00**	**0.29**	**0.00**	**0.54**	**0.00**	79	**0.12**	**0.02**	**0.34**	**0.00**	55
высота	0.03	0.10	**0.25**	**0.00**	**0.45**	**0.00**	**0.72**	**0.00**	79	**0.13**	**0.01**	**0.64**	**0.00**	55
Подрост древесных пород, численность	0.02	0.16	**0.05**	**0.05**	**0.18**	**0.00**	0.32	0.18	142	0.01	0.62	**0.26**	**0.01**	57
Betula platyphylla Sukacz.	0.03	0.13	**0.05**	**0.04**	**0.16**	**0.00**	**0.43**	**0.00**	103	0.04	0.27	**0.25**	**0.01**	50
Larix cajanderi Mayr	0.02	0.28	**0.10**	**0.00**	**0.12**	**0.01**	**0.53**	**0.00**	102	0.08	0.06	0.13	0.27	52
Populus suaveolens Fisch.	0.00	0.69	**0.07**	**0.01**	**0.10**	**0.03**	**0.58**	**0.00**	75	0.00	0.98	**0.25**	**0.01**	36
Эколого-ценотические группы сосудистых растений, сомкнутость														
Таежная	**0.04**	**0.05**	**0.06**	**0.03**	0.09	0.08	**0.57**	**0.00**	67	**0.15**	**0.00**	**0.26**	**0.01**	32
Бореально-лесная	**0.09**	**0.00**	**0.21**	**0.00**	**0.16**	**0.00**	**0.62**	**0.00**	129	**0.11**	**0.03**	**0.33**	**0.00**	59
Боровая	0.01	0.43	0.02	0.33	**0.22**	**0.00**	0.36	0.05	41	0.06	0.16	**0.27**	**0.01**	22
Уремная	0.01	0.62	**0.06**	**0.02**	0.07	0.17	**0.43**	**0.00**	146	0.01	0.69	0.15	0.19	58
Опушечная	0.03	0.07	**0.07**	**0.01**	**0.13**	**0.01**	**0.36**	**0.04**	95	0.07	0.09	0.15	0.17	41
Лесолуговая	0.02	0.20	**0.15**	**0.00**	0.03	0.73	**0.49**	**0.00**	71	**0.09**	**0.04**	0.05	0.89	25
Лесотундровая	0.00	0.98	0.01	0.53	**0.12**	**0.01**	**0.39**	**0.02**	60	0.05	0.21	**0.21**	**0.04**	32
Аллювиальная бореальная	0.01	0.38	**0.08**	**0.01**	0.06	0.30	0.33	0.15	38	0.05	0.19	0.10	0.44	5
Рудеральная внетропическая	0.02	0.21	0.03	0.17	0.02	0.94	0.17	0.99	31	0.05	0.22	0.13	0.25	7
Луговая бореальная	0.00	0.84	**0.32**	**0.00**	0.03	0.74	**0.68**	**0.00**	100	0.09	0.05	0.08	0.65	31
Травяно-болотная бореальная	0.01	0.31	**0.49**	**0.00**	0.07	0.19	**0.70**	**0.00**	55	0.04	0.23	0.03	0.96	4
Лесоболотная бореальная	0.02	0.24	**0.16**	**0.00**	**0.13**	**0.01**	**0.53**	**0.00**	58	0.04	0.30	**0.21**	**0.04**	22

Сосудистые растения, сомкнутость														
Betula platyphylla Sukacz.	**0.07**	**0.00**	**0.18**	**0.00**	**0.13**	**0.01**	**0.45**	**0.00**	116	0.07	0.10	**0.21**	**0.04**	55
Larix cajanderi Mayr	0.02	0.27	**0.10**	**0.00**	0.08	0.13	**0.44**	**0.00**	109	0.06	0.13	0.20	0.06	55
Populus suaveolens Fisch.	0.03	0.08	**0.05**	**0.03**	**0.10**	**0.03**	**0.39**	**0.01**	108	0.01	0.71	0.14	0.22	53
Salix schwerinii E. Wolf	**0.07**	**0.00**	**0.17**	**0.00**	0.08	0.11	**0.48**	**0.00**	86	0.02	0.47	0.13	0.29	26
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	0.00	0.71	**0.31**	**0.00**	0.03	0.76	**0.69**	**0.00**	85	**0.10**	**0.03**	0.13	0.25	23
Salix rorida Laksch.	0.01	0.67	0.04	0.07	0.05	0.42	0.35	0.06	66	0.03	0.34	0.03	0.97	24
Chamerion angustifolium (L.) Holub	0.03	0.08	0.02	0.28	**0.10**	**0.04**	0.30	0.31	66	0.08	0.06	0.13	0.30	31
Salix udensis Trautv. et Mey.	**0.09**	**0.00**	**0.10**	**0.00**	0.02	0.96	**0.60**	**0.00**	55	0.05	0.21	0.08	0.62	13
Alnus hirsuta (Spach) Fisch. ex Rupr.	0.02	0.14	**0.12**	**0.00**	0.05	0.36	**0.56**	**0.00**	54	0.03	0.34	0.04	0.94	17
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.	0.03	0.11	0.02	0.49	0.04	0.53	0.24	0.74	53	0.02	0.57	0.03	0.97	25
Pinus pumila (Pall.) Regel	0.02	0.24	0.04	0.07	**0.14**	**0.00**	0.32	0.19	50	0.08	0.07	**0.25**	**0.01**	28
Spiraea salicifolia L.	0.01	0.39	0.03	0.17	0.04	0.58	0.33	0.13	49	0.03	0.40	0.09	0.56	16
Picea ajanensis (Lindl. ex Gord.) Fisch. ex Carr.	**0.14**	**0.00**	**0.15**	**0.00**	**0.12**	**0.01**	**0.50**	**0.00**	42	**0.14**	**0.01**	0.14	0.21	17
Agrostis scabra Willd.	0.03	0.07	**0.06**	**0.02**	0.04	0.55	0.35	0.07	32	0.04	0.28	0.14	0.23	4
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	0.01	0.63	0.01	0.63	0.07	0.20	0.27	0.53	31	0.02	0.56	0.15	0.19	17
Мхи, сомкнутость														
Polytrichum juniperinum Hedw.	0.01	0.38	**0.07**	**0.01**	0.05	0.37	0.28	0.42	62	0.05	0.18	0.07	0.69	42
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.	**0.18**	**0.00**	0.04	0.12	**0.10**	**0.05**	**0.55**	**0.00**	38	**0.38**	**0.00**	**0.28**	**0.00**	28
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	0.03	0.10	0.03	0.19	**0.15**	**0.00**	0.33	0.13	35	0.06	0.14	0.08	0.67	17
Polytrichum piliferum Hedw.	0.01	0.64	0.02	0.49	0.02	0.91	0.24	0.73	33	0.05	0.18	0.10	0.49	19
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	0.02	0.30	0.01	0.85	0.09	0.07	0.31	0.24	31	0.08	0.07	0.16	0.13	15
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	0.03	0.08	0.02	0.29	0.09	0.05	0.29	0.37	30	**0.09**	**0.04**	**0.25**	**0.01**	17
Лишайники, сомкнутость														
Cladonia cornuta (L.) Hoffm.	0.02	0.17	0.04	0.07	0.05	0.42	**0.37**	**0.03**	40	0.04	0.24	0.15	0.20	29
Cladonia amaurocraea (Florke) Schaer.	0.03	0.10	**0.05**	**0.04**	**0.12**	**0.01**	0.31	0.21	31	0.02	0.44	0.09	0.52	23
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.	**0.11**	**0.00**	**0.06**	**0.02**	**0.24**	**0.00**	**0.53**	**0.00**	30	**0.17**	**0.00**	**0.33**	**0.00**	23
		2-159		3-158		8-153		44-117			2-65		7-60	

Примечание. Показатель силы влияния равен отношению факториальной дисперсии к общей (Плохинский, 1970): $\eta^2 = SS_{effect}/(SS_{effect} + SS_{error})$. Полужирным шрифтом выделены достоверные значения показателя силы влияния данного фактора при $p < 0.05$, где p — уровень статистической значимости. В нижней строке приведены числа степеней свободы.

ное влияние рассматриваемых факторов испытывают *Vaccinium uliginosum* (0.87), *Pyrola rotundifolia* (0.85) и *Ledum palustre* (0.82).

В отношении отдельных факторов обращает внимание следующее (табл. 3). Географическое положение на характеристики растительности оказывает, как правило, небольшое влияние, причем максимальные значения характерны для мхов (0.20 для мхов в целом, 0.18 для *Racomitrium canescens* и каменистой эколого-ценотической группы, в которой этот вид наиболее массовый) и *Picea ajanensis* (0.14). Топографическое положение наиболее сильное воздействие оказывает на характеристики трав: на сомкнутость трав (0.58), травяно-кустарничкового яруса (0.54), травяно-болотной бореальной группы (0.49), травянистых поликарпиков (0.45) и т. д. Возраст рельефа оказывает заметное воздействие на лишайники, деревянистые растения, древесный подрост, мхи, причем наиболее сильное влияние — на высоту лишайников (0.45) и древостоя (0.38).

Для изученной растительности топографическое положение как фактор связано с воздействием, главным образом, почвенно-грунтовых условий. Возраст техногенного рельефа как фактор связан с процессами почвообразования и формированием со временем все более благоприятных почвенно-грунтовых условий. Географическое положение как фактор состоит из двух существенно различных составляющих: очевидно влияние, с одной стороны, климатических (и в целом физико-географических), с другой — технологических факторов. Так, на одних полигонах (разработанных дражным способом) явно преобладают дражные отвалы, на других (разработанных гидромеханизированным способом) — эфельные (в соответствии с этим преобладают описания растительности, выполненные на дражных или эфельных отвалах).

Чтобы устранить влияние технологических факторов, проведен анализ растительности только дражных отвалов (табл. 3). Результаты показали, что влияние географического положения и на растительность полигонов в целом, и на растительность дражных отвалов во многом сходно, но в последнем случае, как правило, несколько выше. А вот влияние возраста рельефа оказалось весьма различным. В частности, на дражных отвалах значительно сильнее воздействие возраста на травяной ярус и слабее — на сомкнутость древесного яруса и деревянистых растений в целом (табл. 3).

Изученные полигоны образуют широтный профиль и значительно различаются по климатическим характеристикам: различия среднегодовой температуры воздуха составляют 6 °C (табл. 1), велик градиент континентальности климата (Петров и др., 2000). На этом же профиле выражен и ботанико-географический градиент: на востоке зональные местообитания занимают ельники (и производная на их месте растительность), на западе — преимущественно лиственничники. Тем не менее, основные различия сукцессионных серий связаны не с географическими, но внутриландшафтными контрастами: различиями топографического положения и возраста техногенного рельефа. Более значительное воздействие географических факторов выявляется при сопоставлении охарактеризованных выше сукцессионных серий с таковыми в верхней части бассейна р. Колымы (Беликович, 2001). При сравнении столь удаленных районов, разделенных подзональными и провинциальными границами, вклад географического положения в варьирование растительности, по-видимому, одного порядка с влиянием внутриландшафтных факторов.

Выводы

1. После открытой разработки месторождений золота территория представляет собой комплекс контрастных элементов техногенного рельефа. Растительный покров таких участков образован несколькими сукцессионными сериями растительности.

2. Три рассмотренных фактора (возраст техногенного рельефа, географическое и топографическое положение) оказывают весьма сильное влияние на многие виды и комплексные характеристики растительности. Для основных древесных пород величина совместного влияния 3 факторов составляет: для *Betula platyphylla* — 0.45, *Larix cajanderi* — 0.44 и *Populus suaveolens* — 0.39. Для подроста двух последних видов эта величина выше (соответственно 0.53 и 0.58).

3. В пределах изученного региона географическое положение оказывает относительно слабое влияние на характеристики растительности, а топографическое положение и возраст рельефа, как правило, — более сильное. Топографическое положение наиболее сильное влияние оказывает на травы, возраст в большей степени — на лишайники, деревянистые растения и мхи.

Благодарности

Выражаю признательность В. В. Суханову за высказанные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-05-64995).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беликович А. В. Растительный покров Сусуманского района Магаданской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 125—154.

Крупская Л. Т. Охрана и рациональное использование земель на горных предприятиях Приамурья и Приморья. Хабаровск, 1992. 176 с.

Москалюк Т. А. Естественное восстановление растительности техногенных ландшафтов континентальной Чукотки // Биологические исследования на горнотаежной станции. Уссурийск, 1995. Вып. 2. С. 72—104.

Осипов С. В., Безделева Т. А. Экобиоморфные спектры сосудистых растений таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья (российский Дальний Восток) // Комаровские чтения. Владивосток, 2003. Вып. 49. С. 52—88.

Осипов С. В., Бурундукова О. Л. К характеристике лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) на дражных отвалах Приамурья // Экология. 2005. № 4. С. 259—263.

Петров Е. С., Новороцкий П. В., Леншин В. Т. Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток—Хабаровск, 2000. 174 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 368 с.

Сапожников А. П., Морин В. А., Челышев В. А. Об эколого-лесоводственной оценке земель, нарушенных золотодобычей (на примере Хабаровского края) // География и природные ресурсы. 1994. № 3. С. 43—48.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—8. Л.-СПб., 1985—1996.

Справочник по климату СССР. Вып. 25. Ч. 2. Л., 1966. 312 с. Ч. 4. Л., 1968. 275 с.

Шлотгауэр С. Д. Антропогенная динамика и возобновление растительности на горнопромышленных отвалах речных пойм Охотии // Научные и практические аспекты добычи цветных и благородных металлов. Хабаровск, 2000. Т. 2. С. 473—482.

Шлотгауэр С. Д., Заугольная И. Н. Особенности возобновления растительности на отвалах речных долин Хабаровского края при горнопромышленном типе природопользования // Роль музеев в экологическом просвещении населения: Тр. научн. семинара. Хабаровск, 1997. С. 55—59.

SUMMARY

Vegetation successions in gold-mining sites were studied in 3 areas of the montane taiga of the Lower Amur River basin. The methods of transects and square plots were used for sampling. 220 vegetation plots (mainly 10 × 10 m) in gold-mining sites were described. The date of gold mining in every site was taken from technical documents and then verified during field research. The maximum age of the studied anthropogenic sites was about 90 years.

A gold-mining site is a complex of contrasting technogenic relief elements. Its vegetation cover is a heterogeneous complex of several succession series. 7 main succession series are described and figured. *Larix cajanderi* Mayr, *Populus suaveolens* Fisch. and *Betula platyphylla* Sukacz. play the main role in the natural reforestation of the studied gold-mining sites.

Using the analysis of variance (ANOVA), the effects of (1) geographic locality, (2) setting in a landscape, and (3) age upon vegetation strata, species, biomorphological and ecological-coenotic groups were determined. The studied factors make together a strong effect on many vegetation characters.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9

© С. И. Генкал,[1] И. С. Трифонова[2]

BACILLARIOPHYTA МАЛЫХ ПРИТОКОВ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА. 1. *CENTROPHYCEAE*

S. I. GENKAL, I. S. TRIFONOVA.
BACILLARIOPHYTA OF MINOR TRIBUTARIES OF LADOGA LAKE. 1. *CENTROPHYCEAE*

[1] Институт биологии внутренних вод РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
[2] Институт озероведения РАН
196105 С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9
E-mail: itrifonova@mail.ru
Поступила 23.12.2004

Приведены результаты электронно-микроскопического изучения фитопланктона 8 малых притоков Ладожского озера. Выявлено 33 представителя *Centrophyceae* из 6 родов (*Aulacoseira* — 12, *Cyclostephanos* — 1, *Cyclotella* — 9, *Melosira* — 1, *Stephanodiscus* — 8, *Thalassiosira* — 2), в том числе 2 новых для флоры озера и его бассейна (*Stephanodiscus invisitatus* f. *hakanssoniae* и *Thalassiosira guillardii*).

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Centrophyceae*, видовой состав, Ладожское озеро, малые притоки.

Видовой состав диатомовых водорослей в фитопланктоне крупных и малых притоков (всего 31) Ладожского оз. по результатам свето-микроскопических исследований изучен Н. А. Петровой (1968). Ею зафиксировано 6 родов, 20 видов, подвидов и разновидностей *Centrophyceae*: *Melosira* — 10 видов, *Cyclotella* — 2, *Stephanodiscus* — 4, *Thalassiosira* — 1, *Rhizosolenia* — 2, *Attheya* — 1 вид. В перифитоне ряда крупных притоков (Оять, Паша, Видлица) отмечено всего 6 представителей центрических диатомовых водорослей (Комулайнен, 1996). В более поздних публикациях, основанных на данных световой и электронной микроскопии, для крупных притоков (13) приводится 45 таксонов: *Aulacoseira* — 13, *Cyclostephanos* — 1, *Cyclotella* — 12, *Melosira* — 1, *Skeletonema* — 2, *Stephanodiscus* — 11, *Thalassiosira* — 2, *Rhizosolenia* — 2, *Acanthoceras* — 1, в том числе несколько новых для флоры России представителей рода *Aulacoseira* (*A. distans* var. *nivaloides*, *A. humilis*, *A. tenella*, *A. tenuior*) (Генкал, Трифонова, 2001, 2002, 2003; Трифонова и др., 2001а, б; Trifonova, Genkal, 2001).

Цель настоящей работы — исследование видового состава центрических диатомовых водорослей слабо изученных малых притоков Ладожского оз. с использованием метода сканирующей электронной микроскопии (СЭМ).

Материал и методика

Материалом послужили количественные и качественные пробы фитопланктона, собранные в течение 2001 г. на 8 малых притоках Ладоги — реках Тохма, Мийнола, Хийтолан, Ийоки, Морье, Авлога, Лава и Назия. Освобождение клеток водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в СЭМ JSM-25 S.

Исследованные притоки существенно различаются по гидрохимическим характеристикам и степени антропогенного воздействия. Реки северного и северо-западного побережья Ладоги — Хийтолан, Ийоки, Мийнола, Тохма и Морье — отличаются наиболее низкой минерализацией воды (15—45 мг/л). Для них характерна слабокислая реакция воды, как правило pH ниже 7. Водосборы южных притоков — Назии и Лавы — сложены осадочными породами. Минерализация воды в них значительно выше — 100—200 мг/л. Повышенной суммой ионов (до 150 мг/л) отличается вода сильно загрязненной р. Авлоги. Реакция воды в этих реках обычно выше 7. Большинство малых притоков Ладоги характеризуется высоким содержанием органического вещества и повышенной цветностью воды (>100 град.), что связано с большей заболоченностью водосборов. Максимальная цветность до (до 300 град.) — в Назии и Морье, наименьшая (до 40 град.) — в р. Хийтолан. По данным последних лет, наибольшая концентрация фосфора ($P_{общ.}$) отмечается в реках западного побережья — Морье, Авлоге и Ийоки (до 200—300 мкг/л) и в притоках Лаве и Назии с наиболее освоенными водосборами (45—102 мкг/л). Особенно высокое содержание $P_{общ.}$ (до 3.4 мг/л) отмечалось в р. Авлоге, принимающей сельскохозяйственные и бытовые стоки. Наименьшие концентрации $P_{общ.}$ (16—40 мкг/л) характерны для притоков Хийтолан, Мийнола и Тохма, которые остаются достаточно чистыми. Содержание растворенного кремния в исследованных реках колеблется от 0.3 до 6.0 мг/л. Температура воды в период исследований колебалась от 10 °C в мае до 22.5 °C в июле—августе.

Результаты и их обсуждение

Изучение материалов выявило в притоках 33 вида и внутривидовых таксона *Centrophyceae*. Их краткое описание и оригинальные микрофотографии приведены ниже.

Aulacoseira alpigena (Grun.) Krammer (табл. I, *1*). Створка 5.3 мкм в диам., 4.2 мкм выс., рядов ареол 15 в 10 мкм, ареол в ряду 22 в 10 мкм.
Ийоки.

A. ambigua (Grun.) Sim. (табл. I, *2*, *3*). Створки 5—22 мкм в диам., 9.2—12 мкм выс., рядов ареол 14—18 в 10 мкм, ареол в ряду 16—24 в 10 мкм.
Авлога, Ийоки, Мийнола, Морья, Назия, Тохма, Хийтолан.

A. granulata (Ehr.) Sim. (табл. I, *4*, *5*). Створки 10—13.5 мкм в диам., 14.2—19 мкм выс. рядов ареол 8 в 10 мкм, ареол в ряду 6—9 в 10 мкм.
Авлога, Мийнола, Тохма.

A. islandica (O. Müll.) Sim. (табл. I, *6*). Створки 10—20 мкм в диам., 8.6—16.6 мкм выс., рядов ареол 11—20 в 10 мкм, ареол в ряду 10—18 в 10 мкм.
Авлога, Морья, Мийнола, Назия, Тохма, Хийтолан.

A. italica (Ehr.) Sim. (табл. I, *7*). Створки 6.4—10 мкм в диам., 9.5—12.8 мкм выс., рядов ареол 20 в 10 мкм, ареол в ряду 16 в 10 мкм.

Авлога, Мийнола.

A. lirata (Erh.) Ross (табл. I, *8*). Створки 9.5—13.6 мкм в диам., 6.8—8.6 мкм выс., рядов ареол 10—12 в 10 мкм, ареол в ряду 8—12 в 10 мкм.

Ийоки, Мийнола, Тохма.

A. perglabra (Oestr.) Haworth (табл. I, *9*). Створка 13 мкм в диам., 1.4 мкм выс., рядов ареол 12 в 10 мкм.

Ийоки.

A. subarctica (O. Müll.) Haworth (табл. I, 10, *11*). Створки 3.6—10.4 мкм в диам., 2.9—17 мкм выс., рядов ареол 14—20 в 10 мкм, ареол в ряду 20—25 в 10 мкм.

Ийоки, Мийнола, Морья, Назия, Тохма, Хийтолан.

A. tenella (Nygaard) Sim. (табл. I, *12*; II, *1*). Створки 6.4—7.5 мкм в диам., 1.5 мкм выс., рядов ареол 20—25 в 10 мкм, ареол в ряду 2 в 10 мкм.

Авлога, Ийоки, Морья, Назия, Тохма, Хийтолан.

A. tenuior (Grun.) Krammer (табл. II, *2*, *3*). Створки 5.5—10 мкм в диам., 1.5—5 мкм выс., рядов ареол 18—25 в 10 мкм.

Ийоки, Мийнола, Назия, Тохма.

A. valida (Grun.) Krammer (табл. II, *4*). Створки 6.8—15.5 мкм в диам., 8—21 мкм выс., рядов ареол. 14—18 в 10 мкм, ареол в ряду 14—16 в 10 мкм.

Ийоки, Мийнола.

Aulacoseira sp. 1 (табл. II, *5*). Створки 9.2 мкм в диам., 11.7—12.5 мкм выс., рядов ареол 26 в 10 мкм, ареол в ряду 22—26 в 10 мкм.

Авлога.

Эта форма имеет сходство с *A. italica* по размерам, расположению ареол на загибе створки и высокой шейке, отличается формой шипов — для *A. italica* характерны лопатообразные шипы (Генкал, 1999).

Aulacoseira sp. 2 (табл. II, *6*). Створки 8.6—16.4 мкм в диам., 5.4—5.7 мкм выс., рядов ареол 14—20 в 10 мкм, ареол в ряду 15—22 в 10 мкм.

Лава, Тохма.

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round (табл. II, *7*). Створки 11.3—30 мкм в диам., штрихов 9—18 в 10 мкм.

Авлога, Лава, Мийнола, Морья, Назия, Тохма.

Cyclotella arctica Genkal et Kharitonov (табл. II, *8—10*). Створки 4—10 мкм в диам., штрихов 22—30 в 10 мкм.

Авлога, Ийоки, Назия.

Створки *C. arctica* 4—6 мкм в диам., (табл. II, *10*) с внутренней поверхности сходны с таковыми *C. ocellata* (Hegewald, Hindakova, 1997; Håkansson, 2002; Генкал, Поповская, в печати), *C. tripartita* (Генкал и др., 2004) и некоторыми другими мелкоразмерными представителями этого рода (Håkansson, 2002; Scheffer et al., 2003), что вызывает определенные проблемы при их определении (Kiss et al., 1996;

Генкал и др., 2004; Генкал, Поповская, в печати). Створки такого диаметра мы зафиксировали и в других притоках (Лава, Тохма, Морья, Мийнола). Поскольку они в препаратах располагались с внутренней поверхности, провести их идентификацию до вида было невозможно.

C. atomus Hust. (табл. II, *11*). Створка 7.9 мкм в диам., штрихов 15 в 10 мкм.

Мийнола.

Cyclotella cf. *kuetzingiana* Thw. (табл. II, *12*; III, *1*). Диаметр створок 10.8—14.5 мкм, штрихов 20—24 в 10 мкм, краевые выросты с опорами на каждом 3—5-м интерштрихе. Центральных выростов с 2 опорами 5—10.

Хийтолан.

Согласно диагнозу, на створках этого вида число центральных выростов может варьировать от 2 до 5, редко больше (Håkansson, 1990, 2002). Створки *C. kuetzingiana* с внутренней поверхности имеют большое сходство с таковыми *C. tripartita* и *C. ocellata*, что вызывает трудности при определении этих видов (Генкал и др., 2004; Генкал, Поповская, в печати). В связи с этим створка, изображенная в табл. III, *1*, может относиться к *C. tripartita* или *C. ocellata.*

C. meneghiniana Kütz. (табл. III, *2*, *3*). Створки 7.9—18.5 мкм в диам., штрихов 8—12 в 10 мкм, центральных выростов с опорами 1—2, или они отсутствуют.

Авлога, Лава, Мийнола, Морья, Назия, Тохма, Хийтолан.

C. pseudostelligera Hust. (табл. III, *4*, *5*). Створка 4.3—10.4 мкм в диам., штрихов 18—40 в 10 мкм.

Авлога, Морья, Назия, Тохма.

C. radiosa (Grun.) Lemm. (табл. III, *6*, *7*). Створки 10—30 мкм в диам., штрихов 14—18 в 10 мкм.

Авлога, Ийоки, Мийнола, Морья, Назия, Тохма, Хийтолан.

C. stelligera Cl. et Grun. (табл. III, *8—10*). Створки 5.1—20.7 мкм в диам., штрихов 12—20 в 10 мкм. Розетка ареол в центре присутствует и на отдельных створках расположена эксцентрично, иногда отсутствует.

Авлога, Ийоки, Мийнола, Морья, Назия, Тохма, Хийтолан.

C. tripartita Håkansson (табл. III, *12*). Створки 14.5—17 мкм в диам., штрихов 14—20 в 10 мкм, центральных выростов 6—7.

Ийоки, Хийтолан.

C. verticosa A. Berg (табл. IV, *1*). Створки 17.8—24.2 мкм в диам., штрихов 14—16 в 10 мкм.

Ийоки.

Melosira varians Ag. (табл. IV, *2*). Створки 17.8—30 мкм в диам., 6.4—11 мкм выс.

Авлога, Ийоки, Мийнола, Морья, Назия, Тохма, Хийтолан.

Stephanodiscus cf. *agassizensis* Håkansson et Kling (табл. IV, *3*). Створка 15 мкм в диам., штрихов 8 в 10 мкм.

Ийоки.

S. alpinus Hust. (табл. IV, *4*). Створки 17—22 мкм в диам., штрихов 9—10 в 10 мкм.

Ийоки, Хийтолан.

S. delicatus Genkal (табл. IV, *5*). Створка 8.5 мкм в диам., штрихов 20 в 10 мкм.

Лава.

Stephanodiscus cf. *heterostylus* Håkansson et Meyer (табл. IV, *6*). Створки 27.7—33.3 мкм в диам., штрихов 6 в 10 мкм.

Авлога, Тохма.

S. heterostylus отличается от *S. neoastraea* постоянным наличием центральных выростов с опорами. Исследования, проведенные на культурах, показали, что на створках *S. neoastraea* выросты отсутствуют или присутствуют (Wolf et al., 2002).

S. invisitatus Hohn et Hellerman f. *invisitatus* (табл. IV, *7*). Створки 9—10.9 мкм в диам., штрихов 13—20 в 10 мкм.

Авлога, Морья, Назия.

S. invisitatus f. *hakanssoniae* Genkal et Kiss (табл. IV, *8*). Створка 13 мкм в диам., штрихов 10 в 10 мкм.

Тохма.

S. minutulus (Kütz.) Cl. et Müll. (табл. IV, *9*). Створки 6—10.6 мкм в диам., штрихов 10—16 в 10 мкм.

Ийоки, Лава, Морья, Назия.

S. neoastraea Håkansson et Hickel (табл. IV, *10*). Створки 12.2—17 мкм в диам., штрихов 9—10 в 10 мкм.

Ийоки, Хийтолан.

Thalassiosira guillardii Hasle (табл. IV, *11*). Створки 11.3 мкм в диам., краевых выростов с опорами 12 в 10 мкм, центральные выросты с опорами отсутствуют.

Тохма.

Вид впервые указывается для притоков Ладожского озера. Найден в Пертозере (Карелия) (Макарова, 1988).

T. weissflogii (Grun.) Fryxell et Hasle (табл. IV, *12*). Створки 17.8—20.7 мкм в диам., краевых выростов с опорами 12—14 в 10 мкм, центральных выростов 6—10.

Лава.

В исследованных нами малых притоках Ладожского озера Н. А. Петрова (1968) обнаружила всего 11 таксонов *Centrophyceae* (*Aulacoseira* (= *Melosira*) — 5, *Melosira* — 1, *Stephanodiscus* — 1, *Thalassiosira* — 1, *Rhizosolenia* — 2, *Attheya* — 1). При этом для р. Лава был отмечен морской вид *T. eccentrica* (Ehr.) Cl. Из 33 найденных нами представителей центрических диатомовых лишь три не были отмечены для крупных притоков (Trifonova, Genkal, 2001; Трифонова и др., 2001а, б; Генкал, Трифонова, 2001, 2002, 2003) — *Cyclotella arctica*, *S. invisitatus* f. *hakanssoniae* и *T. guillardii*. Вид *C. arctica* имеет большое сходство с видами *C. ocellata* и *C. tripartita* (створки с внутренней поверхности), поэтому вполне вероятно, что этот вид встречается и в крупных притоках, в которых два последних вида были зафиксированы (Трифонова и др., 2001; Генкал, Трифонова, 2003).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 03-04-49330).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Генкал С. И. Aulacoseira italica, A. valida, A. subarctica и *A. volgensis* sp. nov. (*Bacillariophyta*) в водоемах России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 40—46.

Генкал С. И., Лупикина Е. Г., Лепская Е. В. Cyclotella tripartita Håkansson (*Bacillariophyta*) из озер Камчатки и Забайкалья // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 92—101.

Генкал С. И., Поповская Г. И. Морфологическая изменчивость *Cyclotella ocellata* (*Bacillariophyta*) из озера Хубсугул (Монголия) // Биол. внутр. вод (в печати).

Генкал С. И., Трифонова И. С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России и Прибалтики // Биол. внутр. вод. 2001. № 3. С. 11—19.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacoseira* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 117—122.

Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae, Bacillarophyta*) Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.

Комулайнен С. Ф. Перифитон Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Петрозаводск, 1996. С. 1—38.

Макарова И. В. Диатомовые водоросли морей СССР: Род *Thalassiosira* Cl. Л., 1988. С. 1—115.

Петрова Н. А. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., 1968. Т. XII. С. 73—130.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Видовой состав и биомасса фитопланктона притоков Ладожского озера и реки Невы // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 11. С. 10—21.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Таксономический состав фитопланктона основных притоков Ладожского озера и реки Невы // Новости сист. низших раст. 2001б. Т. 35. С. 34—55.

Håkansson H. A comparison of *Cyclotella krammeri* sp. nov. and *C. schumannii* Håkansson stat. nov. with similar species // Diatom Res. 1990. Vol. 5. N 2. P. 261—271.

Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus, Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Res. 2002. Vol. 17. N 1. P. 1—139.

Hegewald E., Hindakova A. Variability of a natural population and clones of the *Cyclotella ocellata*-complex (*Bacillariophyceae*) from the Gallberg-pond, NW-Germany // Algological Studies. 1997. Vol. 86. P. 17—37.

Kiss K. T., Rojo C., Cobelas M. A. Morphological variability of a *Cyclotella ocellata* (*Bacillariophyceae*) population in the Lake Las Madres (Spain) // Algological Studies. 1996. Vol. 82. P. 37—55.

Trifonova I., Genkal S. Species of the genus *Aulacoseira* Thwaites in lakes and rivers of north-western Russia — Distribution and ecology // Proceed. 16th Internat. Diatom Symp. (A. Economou-Amili, ed.). Univ. of Athens, Greece. 2001. P. 315—323.

Scheffler W., Houk V., Klee R. Morphology, morphological variability and ultrastructure of *Cyclotella delicatula* Hustedt (*Bacillariophyceae*) from Hustedt material // Diatom Res. 2003. Vol. 18. N 1. P. 107—121.

Wolf M., Scheffler W., Nicklisch A. Stephanodiscus neoastraea and *Stephanodiscus heterostylus* (*Bacillariophyta*) are one and the same species // Diatom Res. 2002. Vol. 17. N 2. P. 445—451.

SUMMARY

An electron-microscopic study of the phytoplankton from minor tributaries of Ladoga Lake (Avloga, Lava, Iioki, Miinola, Morie, Naziya, Tokhma, Khiitolan) revealed 33 taxa of *Centrophyceae* from 6 genera (*Aulacoseira, Cyclostephanos, Cyclotella, Melosira, Stephanodiscus, Thalassiosira*), including 2 new to the lake and its basin (*Stephanodiscus invisitatus* f. *hakanssoniae* and *Thalassiosira guillardii*).

УДК 581 : 582.252 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

© Г. В. Коновалова

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ *DINOPHYCEAE* ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ. РОД *PROTOPERIDINIUM* (*PERIDINIALES*)

G. V. KONOVALOVA. ADDITIONS TO THE FLORA OF *DINOPHYCEAE* OF THE RUSSIAN FAR EASTERN SEAS. THE GENUS *PROTOPERIDINIUM* (*PERIDINIALES*)

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
E-mail: vpois@imb.dvo.ru
Поступила 17.11.2004
Окончательный вариант получен 13.09.2005

Исследования в Японском море (залив Петра Великого) выявили несколько новых для флоры дальневосточных морей России видов *Protoperidinium*, отсутствующих во флористической сводке динофлагеллят (Коновалова, 1998): *P. carum*, *P. hirobis*, *P.* cf. *perplexum*, *P. ventricum* и *P. venustum*. Приводятся их описания с детальными рисунками, обсуждается таксономия.
Ключевые слова: динофлагелляты, *Protoperidinium*, Японское море.

Настоящая работа является результатом изучения жгутиковых водорослей, проведенного в июле—сентябре 2001 г. и июле—августе 2002 г. на биологической станции «Восток» Института биологии моря ДВО РАН (залив Восток в заливе Петра Великого Японского моря). Пробы отбирали от поверхности до дна (от 0—0.5 до 10—15 м) 2—3 раза в мес с помощью планктонной сетки с ячеями сита 23—25 мкм. Материал изучали (живым или свежефиксированным) с помощью светового микроскопа (СМ). Панцирные динофлагелляты обрабатывались традиционными методами расчленения теки (Коновалова, 1998). Обозначение пластин теки дается в соответствии с общепринятой системой Кофоида (Kofoid, 1907, 1909), детально разработанной E. Balech (1974) для рода *Protoperidinium* (особенно в части сулькального и сингулярного анализов). В более поздней работе Balech (1999) дает ряд пояснений к обозначению пластинок теки и терминам, необходимым при описании видов этого рода. Так, он уточняет, что собственно сингулярных пластинок 3 (C_1, C_2 и C_3), идущих слева направо, а 4-я пластинка — T (= ct = t) — принадлежит равно как пояску, так и борозде, т. е. является переходной и находится перед пластинкой C_1, которую иногда обозначают как C_2, считая переходную первой. Автор расшифровывает понятия «мелкий», «средний», «крупный», которые применяются им при описании размеров видов *Protoperidinium*. «Мелким» считается вид, у которого наибольшая ось меньше 55 мкм, «крупным» — тот, у которого наибольшая ось превышает 85 мкм, промежуточные относятся к видам «средним». В настоящей работе принимаются вышеизложенные уточнения и пояснения Balech (1999).

Номенклатура, описания и сведения по распространению приведенных видов даны по образцу, принятому в работе Г. В. Коноваловой (1998). Виды расположены по системе Balech (1974), разделившего род *Protoperidinium* на 3 подрода: *Minuculum* (с 6 предпоясковыми и 3 интеркалярными пластинками), *Archaeperidinium* (с 7 предпоясковыми и 2 промежуточными) и собственно *Protoperidinium*, для которого характерны 7 предпоясковых и 3 промежуточных пластинки эпитеки.

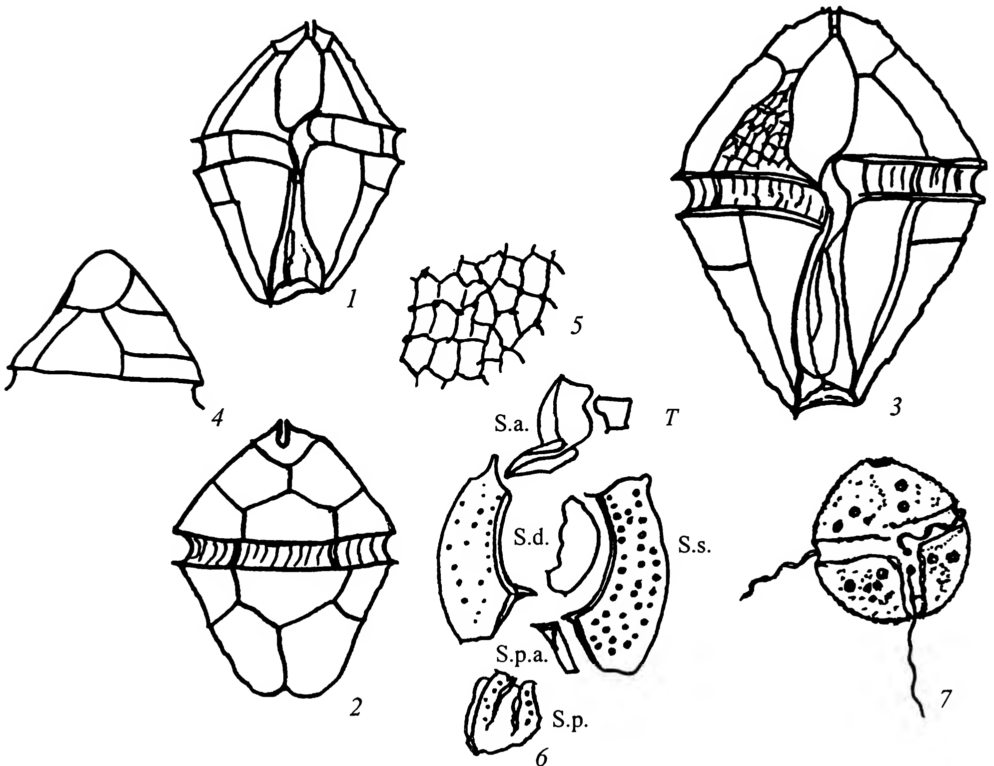
Результаты и обсуждение

Подрод 1. *Archaeperidinium* Jörgensen

Protoperidinium ventricum (Abe) Balech (см. рисунок, *1—7*).

Balech, 1974, p. 55; 1999, p. 168, figs. 14—19. — *Peridinium ventricum* Abe, 1927, p. 418, fig. 35; 1981, p. 304; Schiller, 1937, 2, p. 143, fig. 144.

Клетки мелкие и средних размеров, дорсивентрально почти не сжатые, 50—74 мкм дл., 40—55 мкм шир., 36—50 мкм толщ. Эпитека от ширококонической до конической с закругленной верхушкой и едва выступающим апексом. Пластинка 1′ — ***ortho***, неправильно эллипсоидной формы с треугольной или округленно-треугольной верхней частью; нижняя часть пластинки, отклоняясь назад, мягко «обтекает» верхнюю часть сингулярии S.a., бока ее почти параллельные. Предпоясковые пластинки 1″ и 7″ высокие и, скорее, равны по величине. Интеркалярий две, гексагональные. Поясок сильно выемчатый, покрыт продольными густыми гребнями (ребристый), без крыловидной перепонки, но с узким уплотненным краем, нисходящий, с умеренным скрещиванием, расхождение его концов составляет 1—1.5 высоты пояска. Гипотека выше эпитеки, коническая, сбоку с



Protoperidinium ventricum (*1—7*), *P. carum* (*8—11*), *P. hirobis* (*12—15*), *P.* cf. *perplexum* (*16, 17*) и *P. venustrum* (*18—23*).

Вид спереди (*1, 3*) и сзади (*2*), эпитека сбоку (*4*), скульптура теки (*5*), борозда (*6*), тело клетки без панциря (*7*). Вид спереди (*8*), сбоку (*10*, правый бок), текальные пластинки 1′ (*9*) и 2а (*11*). Вид спереди (*13, 15*), вид эпитеки сзади (*12*), поясковая мембрана (*14*). Вид клетки сзади (*16*) и спереди (*17*). Вид клетки спереди (*18*) и с правого бока (*20*); вид апикальных (*19*) и антапикального (*21*) рогов спереди, задняя часть эпитеки (*22*) и борозда (*23*, по: Balech, 1988).

округленным, а спереди с вогнутым антапексом. Борозда (сулькус) неглубокая, длинная, вверху узкая, расширяющаяся книзу, иногда довольно сильно, правый край ее укреплен узким бортиком, похожим на крохотный шипик в антапикальной области. Скульптура теки — полигональная ретикуляция. При небольшом увеличении панцирь почти гладкий с тончайшей сеточкой из многоугольников, при большом увеличении СМ (×20 ×90) в уголках ячеек видны узелки (укрепленные поры?) и утолщения в виде очень коротких шипиков, вследствие чего вся поверхность клетки выглядит точечно-шероховатой. Шероховатость теке придают швы, нередко выступающие в верхней и нижней частях клетки, или короткие неровные бугорки.

Обычно панцирь тонкий, прозрачный, но эластичный и прочный. При стрессе и линьке (наши наблюдения *in vitro*) он начинает раскалываться с пояска, и сразу поясковый жгут (дистальная его часть) выходит из панциря наружу. Высвобождаясь из теки, голая клетка «укладывает» дистальный конец на место (см. рисунок, *7*) и, вращаясь вокруг продольной оси, довольно быстро продвигается вперед, уходя из поля зрения, а пустой панцирь остается на месте. Атекальная клетка очень сходна с таковой представителей *Gymnodinium*; при нахождении в планктоне ее невозможно отождествить с каким-либо видом *Protoperidinium*.

Морской, по имеющимся данным, неритический тропическо-бореальный и нотальный, довольно редкий вид. Найден у берегов Японии в заливах Муцу (Asamushi, Shimoda), Манила (Филиппины) и Петра Великого Японского моря, где изредка встречался в прибрежной зоне залива Восток у поверхности воды в августе—начале сентября при температуре воды 19.8—21.8 °С и солености 29.9—31.0 ‰.

Размеры экземпляров *P. ventricum*, найденных нами в заливе Восток (54—55 мкм дл., 45—47.5 мкм шир.), почти совпадают с размерами вида, обнаруженного T. Abe (1927) в заливе Муцу (51—54 мкм дл., 42—48 мкм шир.), но меньше тех, которые приводит E. Balech (1999) (для экземпляров из залива Манила (64—74 мкм дл., 46—48 мкм шир.)). Однако детальное описание *P. ventricum*, данное Balech, не оставляет сомнений в том, что речь идет об одном и том же виде. Диагноз же вида в работах Abe (1927, 1981) содержит противоречивые характеристики, что, по мнению Balech (1999), говорит о двух разных, внешне очень похожих видах. Вид, аналогичный *P. ventricum*, из залива Манила Balech описал как новый для науки (*P. platifrons*, Balech, 1999, p. 167, figs. 6—13). На рисунках Balech (1999) видно различие между ними. Их сходство ограничивается внешним очертанием клетки и вентральной табуляцией. При внимательном рассмотрении видно, что поясок *P. platifrons* кольцевидный, борозда узкая, прямая на всем протяжении и оканчивается с правой стороны лопастью, которая имитирует отчетливый шип. В боковом положении хорошо заметно различие в очертании апексов этих видов. Сулькальный анализ показывает явное различие основных бороздковых пластинок, в особенности S.a. и S.p. Но самое главное заключается в том, что эти виды относятся к разным подродам, поскольку *P. platifrons* имеет 3 эпитекальные дорзальные интеркалярии (вместо двух у *P. ventricum*), с центральной неправильно гексагональной пластинкой, табуляцию *ortho-hexa* и, следовательно, принадлежит к подроду *Protoperidinium*.

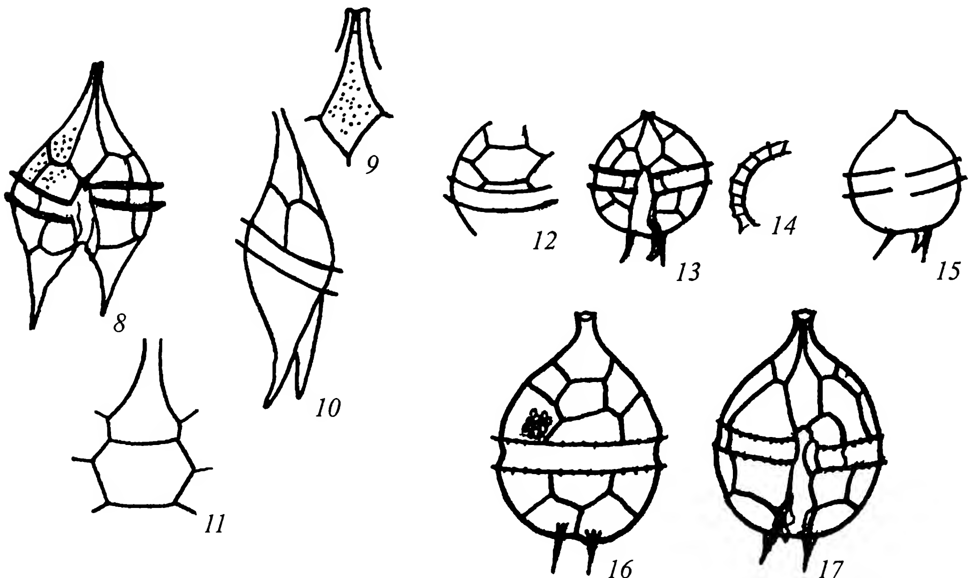
Protoperidinium carum (Abe) Balech (см. рисунок, *8—11*).

Balech, 1994, p. 65. — *Peridinium carus* Abe, 1981, p. 326, fig. 46 (303—306).

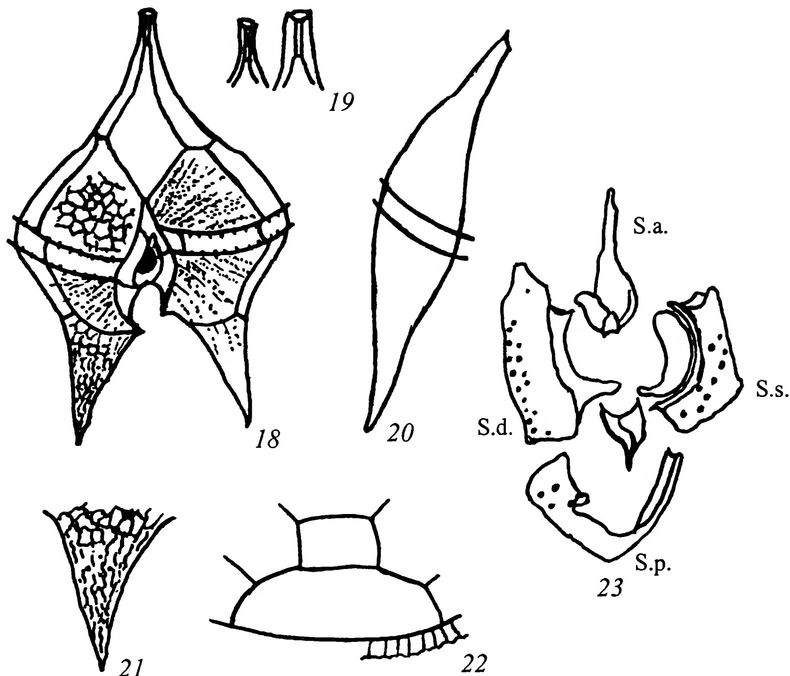
Клетки довольно крупные, 85—94.5 мкм дл., 45—50 мкм шир., 20—25 мкм толщ., дорсивентрально сжатые, с удлиненным телом. Эпитека спереди коническая, с вытянутой верхушкой, несколько наклоненной дорсально. Поясок плоский, с неширокой крыловидной каймой, идет наклонно, образуя с дорсальной плоскостью угол 30°, нисходящий, концы его расходятся на высоту пояска или чуть больше (1—1.2). Гипотека с 2 рогами средней величины, левый рог прямой и короче правого, изогнутого дорсально. Например, при общей длине клетки 94.5 мкм и ширине 50 мкм размеры рогов были 22 и 25 мкм. Борозда глубокая, несколько асимметричная, иногда с небольшим наклоном влево. Поверхность теки точечная (крапчатая?). Табуляция *ortho-hexa*, интеркалярная пластинка 2a — правильно гексагональная.

Вид, вероятно, неритический, редкий и малоизвестный, описан из залива Азамуши (Япония). Найден в заливе Восток в августе, при температуре воды 21—23 °C у поверхности и солености 23 ‰, единично.

Abe (1981) считал, что описанный им вид, имеет внешнее сходство с 3 видами: *P. oceanicum* (Vanhöff) Balech, *P. oblongum* (Auriv.) Parke et Dodge и *P. claudicans* (Pauls.) Balech. От первых двух видов он отличается более мелкими размерами и короткими антапикальными рогами. Наиболее сходен с *P. claudicans*, от которого *P. carum* отличается «меньшими размерами и более стройным телом» (p. 327). Balech (1994) отмечал, что такие различия явно недостаточны, тем более, что размеры двух последних видов почти соизмеримы, а форма клетки очень сходная. Кроме того, по мнению Balech, *P. claudicans* sensu Abe (1981) конспецифичен с *P. venustum* (Matzenauer) Balech. По нашему мнению, вид Abe самостоятельный в силу того, что имеет среднюю эпитекальную вставочную пластинку *hexa*, в то время как *P. claudicans* — пластинку *quadra*, реже *penta*. Наши наблюдения показывают, что внешне *P. carum* отличается от последнего вида не только более узким



Продолжение рисунка.



Продолжение рисунка.

и длинным телом фронтально, но и большей дорсивентральной сплющенностью и изогнутостью клетки на спинную сторону.

Protoperidinium hirobis (Abe) Balech (см. рисунок, *12—15*).

Balech, 1974, p. 64; 1988, p. 103, pl. 38, figs. 12—17. — *Peridinium hirobis* Abe, 1927, p. 399, fig. 18; Schiller, 1937, p. 206, fig. 200 a—c; Киселев, 1950, с. 212, рис. 368, а—в; Wood, 1954, p. 243, fig. 126.

Клетки мелкие, 24—33 мкм дл. (без шипов), 21—31 мкм шир., округлые, со слегка выступающим апексом, дорсивентрально почти не сжатые. Эпитека полушаровидная или широко коническая, равна гипотеке. Поясок широкий, плоский или слегка углубленный, с ребристой мембраной по краям, правозавитой, с концами, расходящимися на 1—0.5 высоты пояска. Гипотека полушаровидная, с 2 довольно длинными шипами, более или менее расходящимися в разные стороны, нередко только своими концами. Левый шип от основания с довольно широкой мембраной. Борозда вверху узкая, расширяясь книзу, доходит до антапекса. Левая сторона ее имеет крупный крыловидный вырост, который иногда доходит почти до конца левого шипа. Поверхность теки гладкая. Табуляция эпитеки *meta-hexa*. Пластинки 1′ и 2a соответственно пентагональной и гексагональной формы.

Вид, вероятно, панталассный, найден в Баренцевом море (Okolodkov, 1998), в Тихом океане у берегов Японии и Австралии (?), а также в юго-западной части Атлантического океана, при температуре воды 10.9—15.5 °C и солености 33.4—38.2 ‰.

Встречался в мористой части залива Восток на глубине 0—10 м в середине сентября, при температуре воды 21.0—21.7 °C и солености 32.5—33.4 ‰, редко.

Находки этого вида в прибрежных водах Австралии E. Wood (1954) сомнительны, так как на рисунке в его монографии явно показана пластинка 1′ — *para*, тогда как у Abe (1927), описавшего этот вид, и Balech (1988) центральная брюшная пластинка — *meta*. Кроме того, Wood указывает (и это видно на рисунке), что борозда имеет выступающие крыловидные мембраны по обеим сторонам, из которых левая более крупная.

Protoperidinium cf. *perplexum* Balech (см. рисунок, *16*, *17*).

Balech, 1974, p. 63; 1978, pl. VIII, figs. 220—224; 1988, p. 97, pl. 34, figs. 14—17. — *Peridinium perplexum* Balech, 1971, p. 107, pl. 20, figs. 349—357.

Клетки мелкие, грушевидные, дорсально слегка сжатые, с довольно заметно выступающим апикальным выростом, длина без шипов 28.3—35 мкм, полная — 32—43 мкм, ширина 21—26 мкм, апикальный вырост приблизительно 4.5—6 мкм дл. Эпитека выше гипотеки, округленно-конусовидная. Поясок слабо выемчатый, слегка восходящий (0.25—0.3 высоты пояска), поясковая мембрана узкая, с радиально расходящимися шипиками. Гипотека низкая, внизу закругленная, с двумя достаточно крупными, прочными, узко окрыленными шипами, идущими почти параллельно. Между их основаниями иногда виден узкий край мембраны бороздковой пластинки S.d. Скульптура теки сетчатая, нежная, с мелкими ячейками, нередко пронизанными порами. Табуляция эпитеки *meta* (или *para*)-*hexa.* Пластинка 1′, как правило, узкая, особенно, когда она *para*. Средняя дорсальная интеркалярия 2а — неправильно пентагональная.

Вид встречался в неритических водах юго-западной (субантарктической) Атлантики, при температуре воды около 7—14 °С и солености 33—34.2 ‰.

Найден в открытой части залива Восток в сентябре в слое воды от 0 до 10 м, при температуре воды 19.3 °С и солености 33.4 ‰, редко.

Balech (1988) отмечал, что этот вид имеет сходство с *P. rectum* (Kof.) Balech и *P. cassum* (Balech) Balech, но отличается меньшими размерами, более коротким апикальным выростом, вдавленным пояском, высотой предпоясковых вентральных пластинок (в том случае, когда 1′ — *meta*) и узкой центральной брюшной пластинкой (1′). Изменчивость внешней формы вида заметна по пластинке 6″, форма которой меняется в зависимости от того, *meta* или *para* пластинка 1′. У найденного нами экземпляра несколько иная форма борозды внизу и часть сулькальной мембраны выступает у правого, а не у левого шипа. Кроме того, основания шипов находятся ближе к дорсальной части теки. Сулькальный анализ сделать не удалось, поэтому остаются некоторые сомнения относительно таксономического статуса настоящего вида, впервые найденного в морях России.

Protoperidinium venustum (Matz.) Balech (см. рисунок, *18*—*23*).

Balech, 1974, p. 57; 1988, p. 86, pl. 24, figs. 1—4. — *Protoperidinium venustum* Matzenauer, 1933, p. 464, fig. 45.

Клетки крупные, сильно сжатые дорсивентрально (до 1/3—1/4 фронтальной ширины), 123.7—126 мкм дл., 70—85 мкм шир. (по: Balech, 1988: 121—128 мкм дл., 78—81 мкм шир.), сбоку веретеновидные, с выступающими сторонами в районе расположения пояска. Эпитека спереди треугольная, с чуть выпуклыми боками и круто поднимающимся довольно длинным апикальным рогом, слегка наклоненным вентрально, с усеченным апексом. Поясок узкий, плоский, нисходящий (расхождение его концов составляет 1—1.5 высоты пояска), с наклоном на брюшную сторону. Поясковая мембрана с «псевдорадиальными» ребрышками, более или менее жесткими. Гипотека с крупными антапикальными рогами, широко расставлен-

ными, идущими прямо, правый рог чуть длиннее левого. Борозда широкая, с S-образно изогнутым правым краем, располагается равно как на эпитеке, так и на гипотеке, глубокая, с узкой жесткой кромкой по краю, которая иногда выступает в ее нижней части (на стыке швов) короткими зубцами с обеих сторон. Скульптура теки достаточно выраженная, нерегулярно-сетчатая, с хорошо заметными порами. Рога от середины к дистальной части ребристо-морщинистые. Иногда протоплазма пронизана плотными тяжами, расходящимися лучами от центра. Табуляция эпитеки *ortho-quadra*. Центральная брюшная пластинка 1′ очень широкая, иногда почти квадратная.

Вид бореально-нотальный. Встречается в Тихом и Атлантическом океанах при температуре воды 7—14 °С и солености 33.38—36.11 ‰. Весьма обычен почти во всех умеренных и тепловодных районах Тихого океана (Balech, 1988).

Найден в прибрежной зоне залива Восток в конце сентября, в толще воды 0—10 м, при температуре воды 14.3—14.7 °С и солености 32.5—33.6 ‰, редко.

Сходен с такими крупными видами *Protoperidinium* из группы *ortho-quadra*, как *P. oceanicum*, *P. depressum* (Bail.) Balech, *P. oblongum* и др., а также их разновидностями, от которых он порою трудно отличим. Balech (1994) считает, что *P. venustum* сходен с *P. rectius* (Graham) Balech (= *Peridinium depressum* var. *rectius* Graham) и что *P. claudicans*, в понимании Abe (1981), есть почти несомненно *P. venustum*. Но особенно сильное сходство последний вид, по-видимому, имеет с *P. oblongum*. Обсуждая сходство последних двух видов, Balech (1988, p. 86) писал: «Весьма возможно, что перед нами *P. oblongum* большинства авторов. В начале моих исследований многое не было ясно дифференцированным, поэтому мы не знаем его (*P. venustum.* — *Г. К.*) истинного распространения». Приведем некоторые основные отличительные характеристики его от *P. oblongum* по: Balech (1988). Спереди (фронтально) *P. venustum* более угловатый, широкий, имеет почти четырехугольную форму тела. Борозда глубокая в эпитеке, антапикальные рога более мощные и морщинистые, клетка имеет гораздо большее дорсивентральное сжатие, меньший наклон пояска, другую форму пластинок 1‴ и 5‴ и более отчетливую скульптуру теки.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта Дальневосточного отделения РАН «Реакция морской биоты на изменение природной среды и климата».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы. М.; Л., 1950. 279 с.

Коновалова Г. В. Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 300 с.

Abe T. H. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 3. Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay. 1. *Peridiniales* // Sci. Rep. Tohoky Univ. Biol. 1927. Vol. 2. P. 383—438.

Abe T. H. Studies of the family *Peridinidae.* An unfinished monograph of the armoroured dinoflagellata // Kyoto Univ. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Spec. publ. Osaka, 1981. Vol. 6. 409 p.

Balech E. Microplankton de la Campana oceanografica Productividad III // Hidrobiol. 1971. Vol. 3. N 1. P. 1—202.

Balech E. El genero *Protoperidinium* Bergh, 1881 (*Peridinium* Ehr., 1831) partim // Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur. Hidrobiol. 1974. Vol. 4. N 1. P. 1—79.

Balech E. Microplankton de la Campana Productividad. IV // Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur. Hidrobiol. 1978. Vol. 5. N 7. P. 137—220.

Balech E. Los Dinoflagelados del Atlantico sudoccidental // Publ. espec. Inst. esp. Oceanogr. 1988. N 1. P. 1—310.
Balech E. Contribucion a la taxinomia y nomenclatura del genero *Protoperidinium* (*Dinoflagellata*) // Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur. Hidrobiol. 1994. Vol. 7. N 4. P. 61—80.
Balech E. Protoperidinium (*Dinoflagellata*) nuevos o interesantes de la Bahia de Manila (Filippinas) // Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n. s. 1999. Vol. 1. N 2. P. 165—171.
Kofoid C. A. The plates of *Ceratium* with a note on the unity of the genus // Zool. Anz. 1907. Vol. 32. P. 171—181.
Kofoid C. A. On *Peridinium steinii* Jörgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the *Peridinidae* // Arch. Protist. 1909. Vol. 16. N 1. P. 25—47.
Matzenauer L. Die Dinoflagellaten des indischen Ozeans // Bot. Arch. 1933. Vol. 35. P. 437—510.
Okolodkov Y. B. A checklist of the dinoflagellates recorded from the Russian Arctic seas // Sarsia. Vol. 84. N 4. P. 267—292.
Schiller J. Dinoflagellata (*Peridineae*) // Radenhorst's Kryptogamen-Flora. Akad. Verlag. Leipzig. 1937. Bd 10. Adt. 3; 2. 590 p.
Wood E. J. F. Dinoflagellates in the Australian region // Austral. J. Mar. Freshwater Res. 1954. Vol. 5. N 2. P. 171—351.

SUMMARY

Recent investigations in the Sea of Japan (Peter the Great Bay) have revealed some *Protoperidinium* species, new to the Russian part of the Far Eastern seas, and missing in floristic monograph of dinoflagellates (Konovalova, 1998, Russ.): *P. carum*, *P. hirobis*, *Protoperidinium* cf. *perplexum*, *P. ventricum* and *P. venustum.* Their descriptions with detailed figures and discussion of the taxonomy are given.

УДК 582 + 551.4 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

© М. Ю. Шарипова, Ш. Р. Абдуллин

АЛЬГОФЛОРА ПЕЩЕРЫ ШУЛЬГАН-ТАШ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

M. Yu. SHARIPOVA, Sh. R. ABDULLIN.
THE ALGAL FLORA OF SHULGAN-TASH CAVE (THE SOUTHERN URAL)

Башкирский государственный университет
450074 Уфа, ул. Фрунзе, 32
Факс (3472)22-61-05
E-mail: sharipovamy@mail.ru
Поступила 11.03.2005
Окончательный вариант получен 05.08.2005

Приведены результаты многолетнего изучения альгофлоры пещеры Шульган-Таш. Проведен таксономический анализ водорослей. Выделены доминирующие комплексы, рассмотрены водоросли различных биотопов в разные годы исследований. Обсуждаются факторы, влияющие на распределение альгогруппировок, пути заноса водорослей в пещеру.
Ключевые слова: альгофлора, биотоп, освещенность, пещера Шульган-Таш, Южный Урал.

Пещеры относятся к особым географическим ландшафтам. Подземные природные комплексы тесно связаны с наземными. Между ними осуществляется постоянный обмен минеральными и органическими веществами (Чикишев, 1975). Изучение подземных ландшафтов и отдельных их компонентов позволяет выявить закономерности взаимодействия подземных и наземных экосистем.

Растительность пещер является важной частью подземного ландшафта, анализ отдельных компонентов которой показывает ее большое разнообразие, значитель-

ную изменчивость и сложное структурное сочетание. Это определяет своеобразие пещерных комплексов, их индивидуальность. Альгологические исследования уникальных ландшафтов, которые представляют собой пещеры, являются составной частью флористических исследований. Биотические сообщества пещер — пример экотона между наземной и водной экосистемами (Водоросли..., 1989). Первые альгологические исследования пещер были проведены только в начале XX в. (Maheu P., 1903; Maheu J., 1906). Всего для пещер известно 332 вида водорослей (Encyclopaedia..., 1994). В 1996—1997 гг. была исследована привходовая часть пещеры Шульган-Таш, в которой было выявлено 45 видов водорослей (Шарипова, Дубовик, 1999а, б; Шарипова, 2001). Позднее было продолжено изучение альгофлоры пещеры (Абдуллин, 2001; Abdullin, Sharipova, 2004), распределение водорослей в различных зонах освещенности (Абдуллин, Шарипова, 2002), исследованы водоросли некоторых подземных водоемов и Голубого озера-источника, а также различных биотопов пещеры Шульган-Таш (Абдуллин, 2003; Абдуллин, Шарипова, 2003). Цель настоящей работы — изучение видового состава водорослей на всей протяженности пещеры и выявление факторов, влияющих на распределение альгогруппировок.

Материал и методика

Пещера Шульган-Таш (Капова) находится в Бурзянском р-не Республики Башкортостан (Южный Урал, Россия), на правом берегу р. Белой на территории Государственного природного заповедника «Шульган-Таш» близ устья р. Шульган. Полость карстового типа выработана в известняках девонского и каменноугольного периодов, с подземной рекой, ручьями и озерами. Вход в пещеру располагается на расстоянии 150 м от р. Белой, на высоте 7—8 м над ее уровнем. Пещера делится на три главных этажа (рис. 1). Все три этажа сходятся в ее средней части; в дальней части пещеры этажи расположены ступенчато. В 1959 г. А. В. Рюминым в ней были обнаружены настенные рисунки палеолитического возраста, после чего пещера стала всемирно известной. Спорадические расширения галерей образуют свыше 15 залов. В недрах горы этажи соединены естественными колодцами и шахтами. Нижний этаж — наиболее молодой отдел пещеры. По нему протекает р. Шульган, скрывающаяся под землей в 4 км севернее пещеры. Поднимаясь с глубины 82 м, река образует у входа в пещеру Голубое озеро-источник диаметром 3 м. Сток подземного Шульгана ориентирован на палеоуровень переуглубленной долины р. Белой, но поток не преодолел барража разломов (широтного и субмеридионального), а также кальматолита, и вышел на поверхность (Ляхницкий, Чуйко, 1999). Ближняя часть нижнего этажа, заполненная водой, подходит ко дну грифона Голубого озера-родника. Средний этаж в виде широкого тоннеля простирается от Входного отдела и заканчивается залом Хаоса. Его протяженность без ответвлений 360 м. Верхний этаж следует от двух промежуточных площадок и вертикального колодца до спуска к залу Бездны. Длина всех исследованных ходов Каповой пещеры составляет более 2000 м. В пещере присутствует движение воздуха, вторая половина нижнего яруса и весь верхний этаж полости характеризуются относительно постоянным температурным режимом (средняя температура составляет 6—8 °С). Поверхность стен, залов, гротов покрыта натечным кальцитом. Пол пещеры сложен различными отложениями — пещерной глиной, щебнем и крупными обломками, кальцитом и известняковым туфом. Растительность района Каповой пещеры представлена светлохвойно-широколиственными лесами. Для поверхности масси-

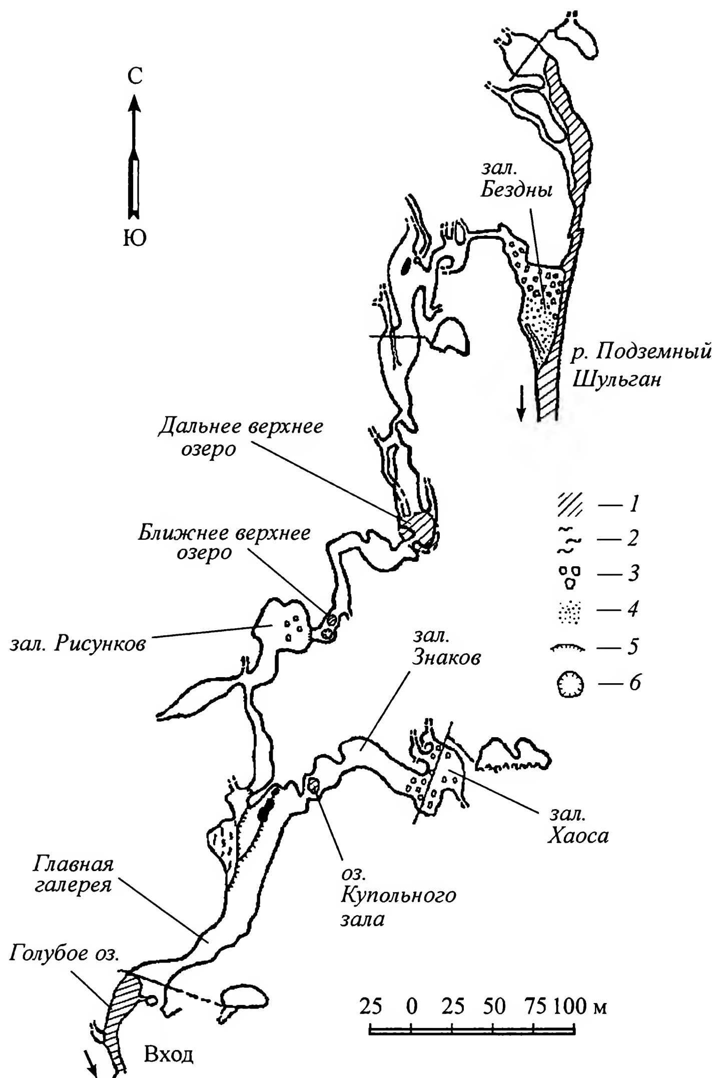


Рис. 1. Карта-схема пещеры Шульган-Таш.
1 — вода, *2* — глина, *3* — камни, *4* — песок, *5* — уступ, *6* — воронки.

ва Шульган-Таш характерен облик каменистой степи (Вахрушев, 1960; Кудряшов, 1969). Растительность около входа в Капову пещеру типично гигрофильная (Кучеров и др., 1974). По химическому составу воды района пещеры Шульган-Таш гидрокарбонатные, сульфатно-гидрокарбонатные кальциевые с минерализацией до 1 г/л, общая жесткость не превышает 7 мг-экв., pH — 8.0. В карстовых водах Голубого озера обнаружено закисное и окисное железо (до 1 мг/л), несколько повышены концентрации свинца, а в подземных водах Ближнего верхнего озера — содержание меди и цинка (Ляхницкий, Чуйко, 1999).

Исследование пещеры проводили в 1996, 1997, 2000—2003 гг. Образцы отбирали на всей протяженности пещеры методом случайной пробы. Всего было отобрано 111 образцов: 60 проб грунта, 14 соскобов со стен, 17 образцов «ила» со дна водоемов, 20 проб воды из пещерных водоемов. В местах отбора проб замеряли

температуру, влажность и освещенность. Выявление видового состава водорослей в пробах грунта, «ила» и налетов со стен проводили в лаборатории методом прямого микроскопирования, на «стеклах обрастания» (Голлербах, Штина, 1969) и после культивирования проб в жидкой минеральной среде № 6 (Громов, 1965). Пробы воды фильтровали через мембранные фильтры № 2 (средний диаметр пор 0.5 мкм), затем фильтры также помещали в среду № 6. Для уточнения видовой принадлежности некоторые водоросли выделяли в чистые культуры. Культивирование проводили в люминостате при комнатной температуре. Определение водорослей проводили с использованием «Определителя пресноводных водорослей СССР» (Голлербах и др., 1953; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Матвиенко, Догадина, 1978; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Мошкова, Голлербах, 1986). Для идентификации представителей *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales* использовали определители О. А. Коршикова (1953) и В. М. Андреевой (1998). Номенклатура таксонов дана по сводке И. И. Васильевой-Кралиной (1999). Обилие водорослей оценивали по 4-балльной шкале, наличие водорослей только в жидких культурах отмечали «+». Определяли встречаемость водорослей (F). Для сравнения видового состава водорослей использовали коэффициент Серенсена (K_C). Замеры температуры и влажности воздуха проводили гигрометром психрометрическим ВИТ-1, освещенность мерили люксметром Ю117.

Результаты и обсуждение

В результате исследований в пещере обнаружено 139 видов водорослей (151 с внутривидовыми таксонами), относящихся к 4 отделам: *Cyanophyta* (38 %), *Bacillariophyta* (30 %), *Chlorophyta* (28 %) и *Xanthophyta* (4 %) (см. таблицу). Среди 36 семейств наибольшее видовое богатство отмечено для *Oscillatoriaceae* (22 %), *Naviculaceae* (20 %), *Chlorococcaceae* (11 %), *Anabaenaceae* (9 %), *Nitzschiaceae* (8 %), *Chlorellaceae* (7 %). Десять ведущих семейств включают 70 % видов флоры. Из 61 рода, выявленного в пещере, наиболее богаты видами роды *Oscillatoria* Vauch. (14 видов), *Phormidium* Kütz. (10), *Navicula* Bory (16). Чаще всего встречались виды *Plectonema boryanum* Gom. (F = 57 %), *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. (45 %), *Nostoc punctiforme* f. *populorum* (Geitl.) Hollerb. (35 %), *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina et Punč. (26 %), *Nostoc paludosum* (Kütz.) Elenk. (22 %).

По уровню освещенности в пещере выделили три зоны: освещенную, которая простирается приблизительно на 60 м от входа по Главной галерее до границы произрастания мхов (освещенность больше 100 лк), сумеречную — от границы произрастания мхов до полной темноты (освещенность — 0—100 лк) и темновую —

Таксономический состав водорослей пещеры Шульган-Таш

Отдел	Число					
	классов	порядков	семейств	родов	видов	видов и внутривидовых таксонов
Cyanophyta	2	3	10	16	50	58
Bacillariophyta	2	3	7	12	41	45
Xanthophyta	2	3	5	6	6	6
Chlorophyta	3	6	14	27	42	42
Всего	9	15	36	61	139	151

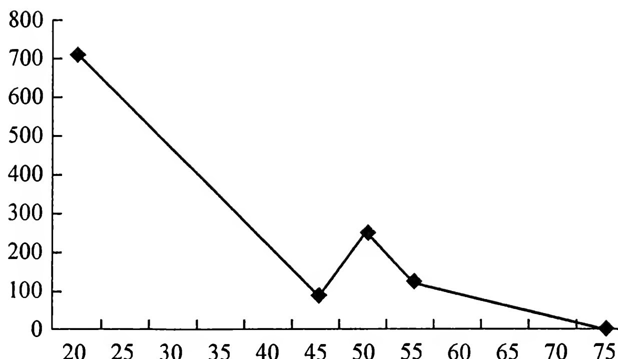


Рис. 2. Изменение освещенности при удалении от входа.
По оси абсцисс — расстояние от входа, м; по оси ординат — освещенность, лк.

остальная часть пещеры. Входная арка пещеры имеет ширину около 40 и высоту до 20 м, поэтому привходовая часть пещеры хорошо освещена, и освещенность снижается постепенно (рис. 2). Температура воздуха в привходовой части изменялась от 16 до 10 °C, температура воды в Голубом озере-роднике — от 8 до 5 °C, влажность колебалась от 83 до 100 %. На мелководье Голубого озера были выявлены бурые видимые разрастания водорослей, образованные в основном диатомовыми, — *Navicula subminuscula* Manguin, *N. minima* Grun. и *Nitzschia palea* (Абдуллин, 2003). Своды и стены пещеры в этой части неровные, повсюду видны угловатые выступы известняка и темные углубления. Стены имеют моховой покров, образованный *Bryopsida* (*Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl., *Neckera besseri* (Lob.) Jur., *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr., *Campylophyllum halleri* (Hedw.) Fleisch., *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B. S. G., *Timmia bavarica* Hessl., *Platygyrium repens* (Brid.) B. S. G.) и *Marchantiopsida* (*Plagiochila porelloides* (Nees) Lindenb.). По левой наиболее освещенной стене мхи простираются до границы световой зоны. На правой стене моховой покров менее развит и наблюдается лишь на расстоянии до 10 м от входа. На талломах листостебельных мхов методами прямого микроскопирования, «стекол обрастания» и жидких культур выявлено присутствие водорослей. Было обнаружено 60 видов (68 вместе с внутривидовыми таксонами: *Cyanophyta* — 24 вида и 4 формы (41.2 %), *Bacillariophyta* — 18 видов и 4 разновидности (32.4 %), *Xanthophyta* — 2 вида (2.9 %), *Chlorophyta* — 16 видов (23.5 %)). Доминировали *Plectonema boryanum*, *Phormidium ambiguum* Gom., *Navicula contenta* Grun., *N. mutica* Kütz. var. *mutica*, *N. mutica* var. *nivalis* (Ehr.) Hust., *N. pelliculosa* (Bréb.) Hilse, *N. subminuscula*, *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Aulacoseira* sp.

Пол в привходовой части пещеры сложен пещерной глиной и рыхлой, сильно увлажненной летом, иловато-глинистой массой, переполненной обломками и щебнем известняка. В течение года вследствие замораживания и размораживания в нем происходят разрушение обломков, сортировка их по размерам, что приводит к возникновению ячеистого строения пола (Вахрушев, 1960). В привходовой освещенной зоне в пробах грунта выявлена богатая альгофлора, включающая 59 видов (67 вместе с внутривидовыми таксонами): *Cyanophyta* — 23 вида и 5 форм (41.8 %), *Bacillariophyta* — 22 вида и 3 разновидности (37.3 %), *Xanthophyta* — 1 вид (1.5 %), *Chlorophyta* — 13 видов (19.4 %). На грунте, справа от Круглого озера, был обнаружен зеленый налет, который образован массовым разрастанием нитчатых си-

незеленых водорослей *Microcoleus delicatulus* W. et G. S. West, *Nostoc paludosum*, *Phormidium ambiguum*. Кроме того, в пробе выявлено 6 видов диатомовых (с доминантным видом *Navicula subminuscula*) и 1 вид одноклеточных зеленых водорослей. В привходовой части пещеры в пробах, отобранных в небольшом Круглом оз. обнаружено 8 видов водорослей — по 4 из отделов *Chlorophyta* и *Bacillariophyta*; доминировал вид *Kirchneriella contorta* (Schmidle) Bohl.

От входа в пещеру ведет Главная галерея, треть ее расположена в сумеречной зоне, остальная — в темновой. Температура воздуха здесь непостоянна и меняется от 9.6 до 13.2 °С, влажность приближается к 100 %. На стенах виден конденсат, водорослевых разрастаний нет. В пробах грунта сумеречной зоны обнаружено 5 видов — по 2 из отделов *Cyanophyta* и *Bacillariophyta*, 1 вид из *Chlorophyta*. Наибольшее обилие выявлено у единственного представителя зеленых водорослей — *Mychonastes homosphaera*.

Главная галерея переходит в Купольный зал, в ближней части которого расположено временно пересыхающее в межень озеро. Перед входом в Купольный зал галерея резко сужается, здесь проходят температурный барьер и барьер влажности, дальше эти показатели относительно постоянны: температура воздуха 7.6—9.0 °С, влажность 88—100 %. В пробах грунта единично встречались 5 видов водорослей, представленных нитчатыми синезелеными и одноклеточными диатомовыми. В иле озера Купольного зала обнаружено 9 видов водорослей, в воде — 1 вид. Доминировали *Microcoleus delicatulus*, *Navicula minima*, *N. subminuscula*, *Nitzschia palea*. Эта галерея заканчивается залом Хаоса, по которому протекает ручей, образованный инфлюационными водами, наверное поэтому в этом зале было обнаружено 26 видов водорослей из 3 отделов: в грунте — 15 видов, бентосе — 19, в толще воды — 7, соскобах со стен — 4. В бентосе доминировал *Nostoc paludosum*, субдоминантами были *N. punctiforme* f. *populorum*, *Schizothrix lardacea* (Ces.) Gom., *Navicula minima*, *Nitzschia palea* и *Mychonastes homosphaera*. В толще воды единично встречены диатомовые и зеленые водоросли, а также нитчатые синезеленые. Все виды водорослей, выявленные в соскобах со стен в зале Хаоса, встречались также в аналогичном местообитании в привходовой освещенной части. Сходство альгофлоры грунта зала Хаоса и привходовой освещенной части оказалось небольшим (K_C = 19.5 %), общие доминанты: *Plectonema boryanum*, *Nostoc paludosum*, *Nitzchia palea*. Сходство альгофлоры грунта зала Хаоса и сумеречной части оказалось выше (K_C = 30.0 %) (общий доминант *Mychonastes homosphaera*), чем сходство грунта привходовой освещенной и сумеречной частей (K_C = 8.3 %) (общие доминанты — *Navicula minima* и *N. subminuscula*). Это говорит о том, что уже в сумеречной зоне формируется группировка устойчивых к недостатку освещения водорослей.

Первая галерея пещеры ведет на верхний уровень; в ней также проходят температурный барьер и барьер влажности. Температура воздуха здесь изменялась от 8.6 до 11.0 °С, влажность составляла 91—92 %. На верхнем уровне расположены несколько залов, в том числе зал Рисунков, а также находятся Ближнее верхнее и Дальнее верхнее озера. Ближнее верхнее озеро представляет собой эллипсоидальное углубление 30—40 см со слоем глины в южном конце Второй галереи. Обычно глубина озера не превышает 20—25 см, а в зимнюю межень оно иногда пересыхает. Озеро подпитывается инфильтрационной водой и частично конденсатом (Ляхницкий, Чуйко, 1999). В этом озере и его окрестностях было выявлено 16 видов водорослей: *Cyanophyta* — 7 видов (43.8 %), *Bacillariophyta* — 5 (31.2 %), *Chlorophyta* — 4 вида (25.0 %). Доминировали *Plectonema boryanum* и *Nostoc punctiforme* f. *populorum*.

Дальнее верхнее озеро имеет длину около 60 м и глубину до 2.5 м при ширине более 10 м. Вода появляется в ходе Озерном, в 10—15 м от озера из щелей западной стены и образует ручей, а в паводки — два, с расходом менее 1 л/с. Вода, по-видимому, фильтруется в Подземный Шульган. Озерный ручей питается за счет вод Северного лога через многочисленные воронки и поноры (Ляхницкий, Чуйко, 1999). В Дальнем верхнем озере и его окрестностях было выявлено 11 видов водорослей: *Cyanophyta* — 4 вида (36.4 %), *Bacillariophyta* — 5 (45.5 %), *Chlorophyta* — 2 вида (18.1 %). Доминировал вид *Plectonema boryanum.* Несмотря на то что Дальнее верхнее озеро является проточным, его альгофлора беднее, чем в Ближнем верхнем озере. Возможно, это связано с заносом водорослей в Ближнее верхнее озеро антропогенным путем.

Грунт верхнего уровня пещеры характеризовался низким видовым богатством водорослей (17 таксонов): *Cyanophyta* — 5 видов и 1 форма (35.3 %), *Bacillariophyta* — 3 вида (17.6 %), *Chlorophyta* — 8 видов (47.1 %). Доминировали *Nostoc punctiforme* f. *populorum* и *Plectonema boryanum.*

В 2000—2003 гг. проводилось изучение частей пещеры, в которых находятся рисунки палеолитической живописи. Температура воздуха колебалась здесь от 7.0 до 11.0 °С, влажность изменялась от 81 до 100 %. На участках с палеолитической живописью водоросли были обнаружены в 23 образцах грунта, воды, «ила» и соскобов со стен. Выявлено 32 вида и внутривидовых таксона, относящихся к 4 отделам: *Cyanophyta* — 13 видов (40.6 %), *Bacillariophyta* — 7 (21.9 %), *Xanthophyta* — 1 (3.1 %), *Chlorophyta* — 11 видов (34.4 %). 2 пробы воды оказались альгологически стерильными. Чаще всего встречались *Plectonema boryanum* (F = 47.8 %), *Mychonastes homosphaera* (34.8 %), *Nitzschia palea* (34.8 %), *Navicula minima* (26.0 %), *Nostoc punctiforme* f. *populorum* (26.0 %), *N. paludosum* (21.7 %) и *Chlorella vulgaris* Beijer (21.7 %).

В 14 пробах грунта из всех залов с палеолитической живописью было выявлено 25 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 4 отделов: *Cyanophyta* — 9 видов (36.0 %), *Bacillariophyta* — 5 (20.0 %), *Xanthophyta* — 1 (4.0 %), *Chlorophyta* — 10 видов (40.0 %). Наиболее часто встречались виды *Plectonema boryanum* (F = 32.0 %), *Navicula minima* (20.0 %), *Nitzschia palea* (16.0 %), *Mychonastes homosphaera* (16.0 %) и *Chlorella vulgaris* (16.0 %). В 3 соскобах со стен (залы Рисунков и Хаоса) обнаружено 6 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 3 отделов: *Cyanophyta* — 3, *Bacillariophyta* — 1, *Chlorophyta* — 2. Наиболее часто встречался *Mychonastes homosphaera* (F = 100.0 %). Из 3 проб воды из залов Хаоса и Знаков 2 оказались альгологически стерильными. В 1 пробе обнаружили 4 вида водорослей: *Cyanophyta* — 1, *Bacillariophyta* — 2, *Chlorophyta* — 1. В 3 пробах «ила» (залы Хаоса и Знаков) было выявлено 19 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 3 отделов: *Cyanophyta* — 7, *Bacillariophyta* — 6, *Chlorophyta* — 6. Чаще других отмечены *Nostoc punctiforme* f. *populorum* (100.0 %), *N. paludosum* (66.7 %), *Plectonema boryanum* (66.7 %), *Nitzschia palea* (66.7 %).

Виды *Plectonema boryanum*, *Mychonastes homosphaera*, *Nostoc punctiforme* f. *populorum*, *Chlorella vulgaris* постоянно встречались в местах расположения палеолитической живописи и по всей пещере за все годы исследований, хотя основной состав флоры полости в разные годы значительно различался. Некоторые из этих водорослей (*M. homosphaera*, *N. punctiforme* f. *populorum*) были обнáружены также в соскобках со стен в непосредственной близости от древних рисунков; они могут выступать в качестве деструкторов палеолитической живописи.

На самом нижнем уровне пещеры в зале Бездны, где протекает Подземный Шульган, выявлено большое видовое разнообразие водорослей (37 видов). Это не-

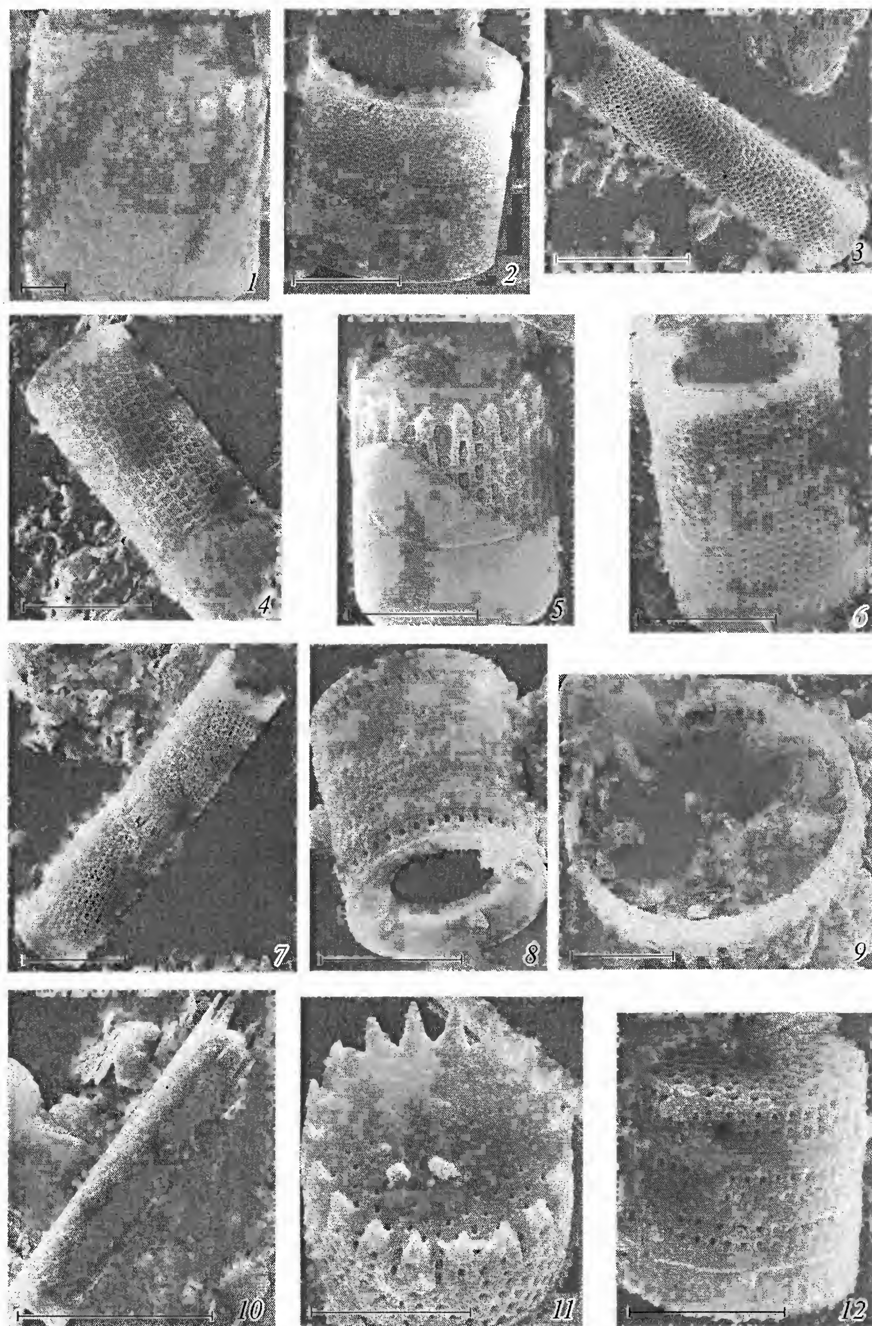


Таблица I.

1 — *Aulacoseira alpigena*; *2*, *3* — *A. ambigua*; *4*, *5* — *A. granulata*; *6* — *A. islandica*; *7* — *A. italica*; *8* — *A. lirata*; *9* — *A. perglabra*; *10*, *11* — *A. subarctica*; *12* — *A. tenella*. *1*, *5*, *11*, *12* — створки с наружной поверхности; *2*—*4*, *6*—*8*, *10* — створки с пояска; *9* — створка с внутренней поверхности. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1* — 1; *2*—*8*, *10* — 10; *9*, *11*, *12* — 5.

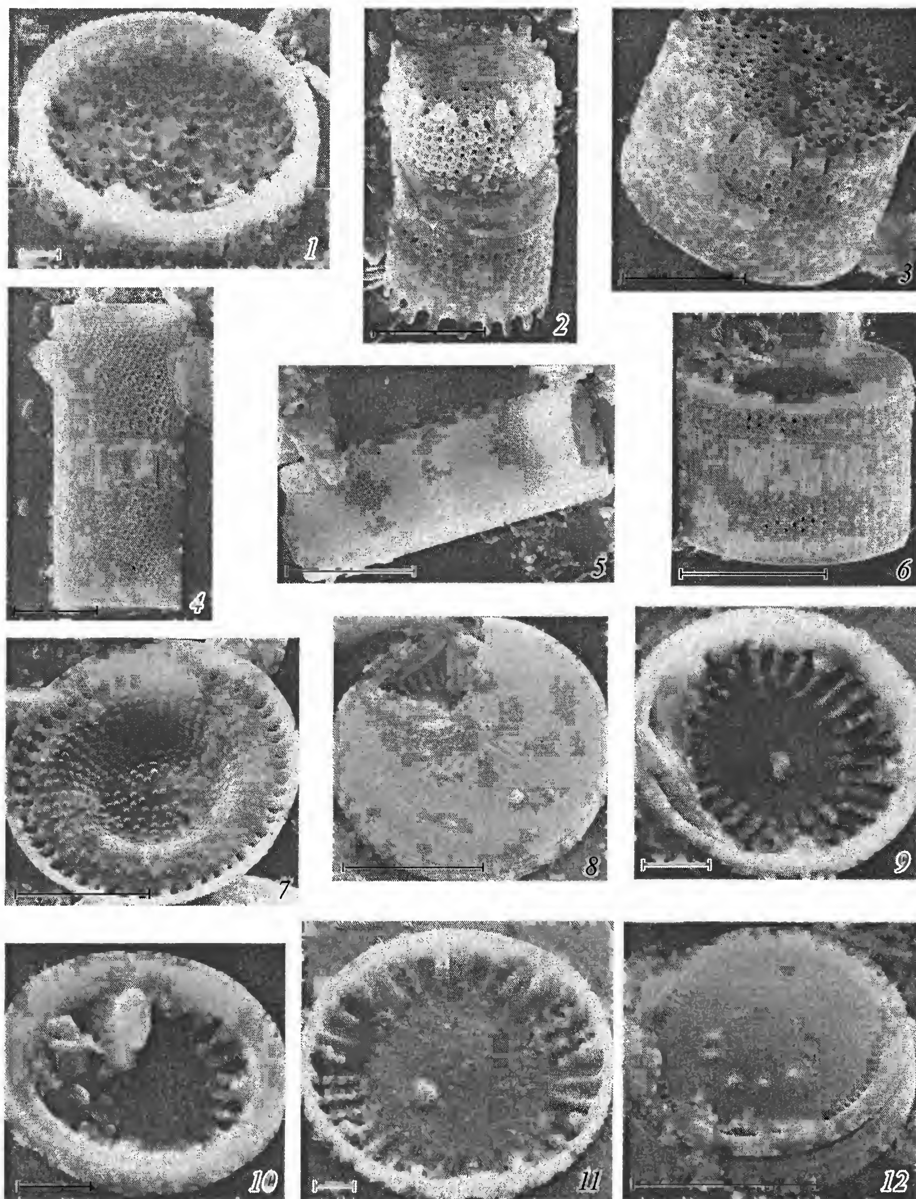


Таблица II.

1 — *Aulacoseira tenella*; *2, 3* — *A. tenuior*; *4* — *A. valida*; *5* — *Aulacoseira* sp. 1; *6* — *Aulacoseira* sp. 2; *7* — *Cyclostephanos dubius*; *8—10* — *C. arctica*; *11* — *C. atomus*; *12* — *Cyclostephanos* cf. *kuetzingiana*. *1, 7, 9—12* — створки с внутренней поверхности; *2, 3, 8* — створки с наружной поверхности; *4—6* — створки с пояска СЭМ. Масштабные линейки, мкм; *1, 9—11* — 1; *2, 3, 5* — 5; *4—7, 12* — 10.

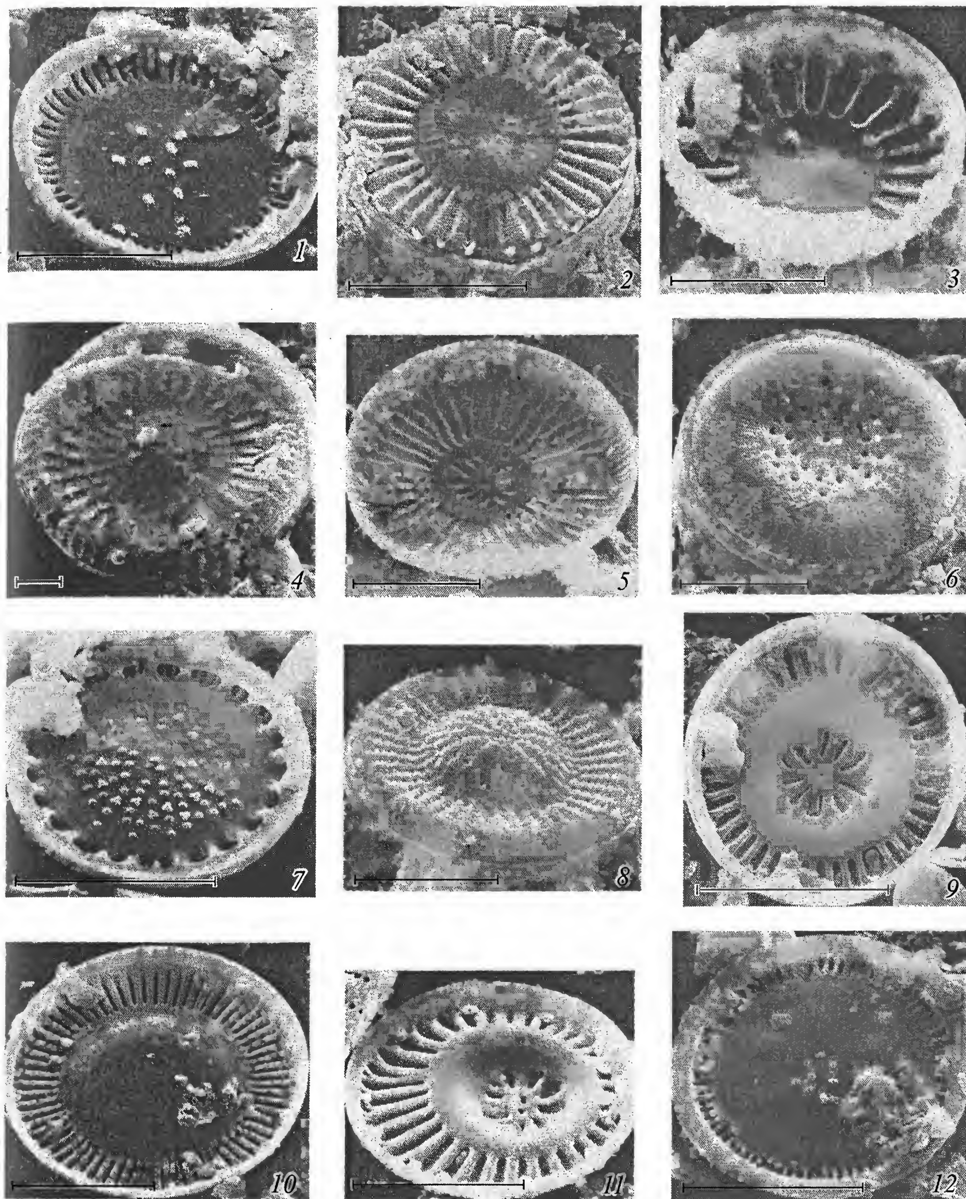


Таблица III.

1 — *Cyclotella* cf. *kuetzingiana*; *2, 3* — *C. meneghiniana*; *4, 5* — *C. pseudostelligera*; *6, 7* — *C. radiosa*; *8—11* — *C. stelligera*; *12* — *C. tripartita*. *1, 3, 5, 7, 9—12* — створки с внутренней поверхности; *2, 4, 6, 8* — створки с наружной поверхности. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1, 4* — 1; *2, 7, 10, 12* — 10; *3, 5, 6, 8, 11* — 5.

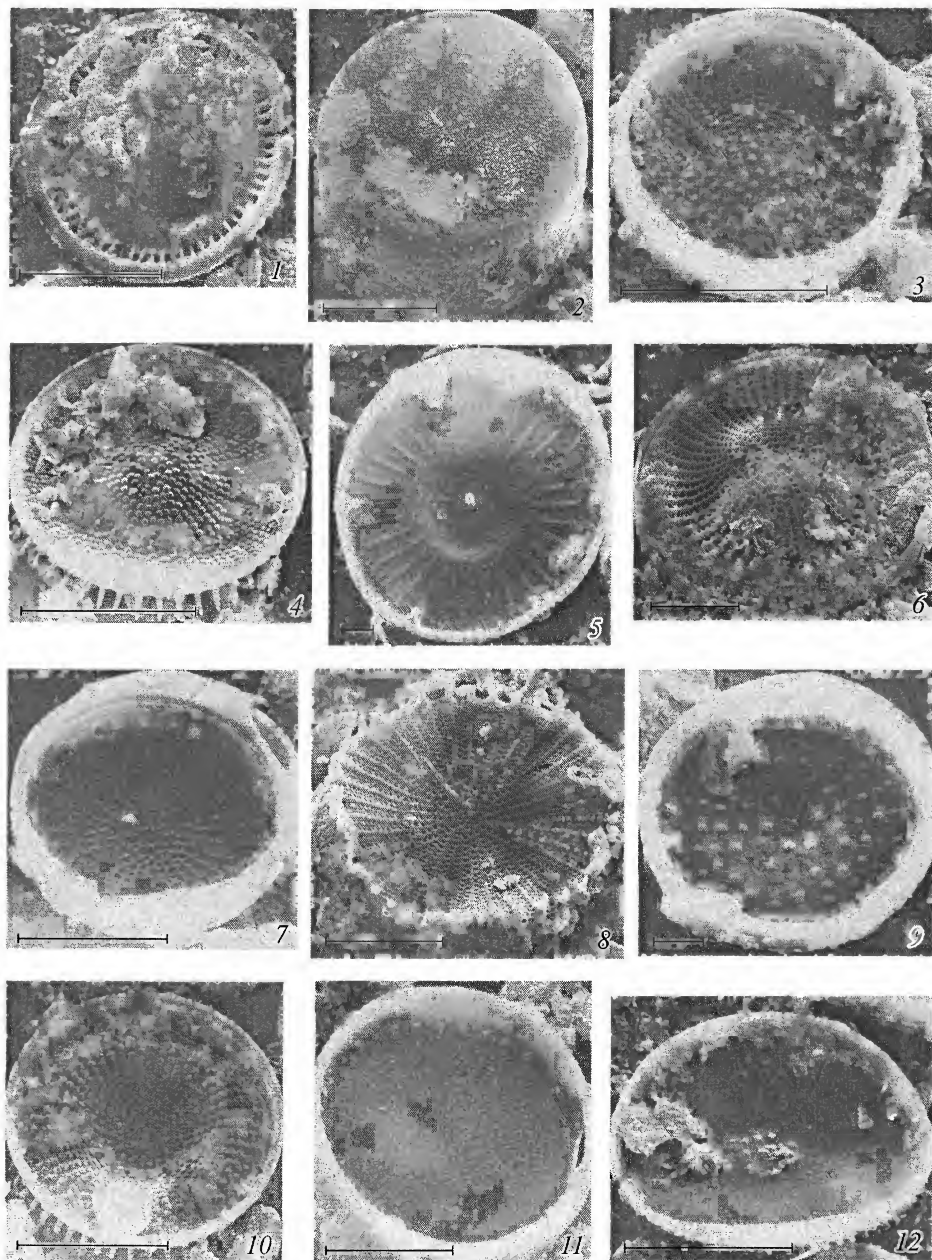


Таблица IV.

1 — *Cyclotella verticosa*; *2* — *Melosira varians*; *3* — *Stephanodiscus* cf. *agassizensis*; *4* — *S. alpinus*; *5* — *S. delicatus*; *6* — *Stephanodiscus* cf. *heterostylus*; *7* — *S. invisitatus* f. *invisitatus*; *8* — *S. invisitatus* f. *hakanssoniae*; *9* — *S. minutulus*; *10* — *S. neoastraea*; *11* — *Thalassiosira guillardii*; *12* — *T. weissflogii*. *1*, *3*—*5*, *7*, *9*—*12* — створки с внутренней поверхности; *2*, *6*, *8* — створки с наружной поверхности. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*—*4*, *6*, *10*, *12* — 10; *5*, *9* — 1; *7*, *8*, *11* — 5.

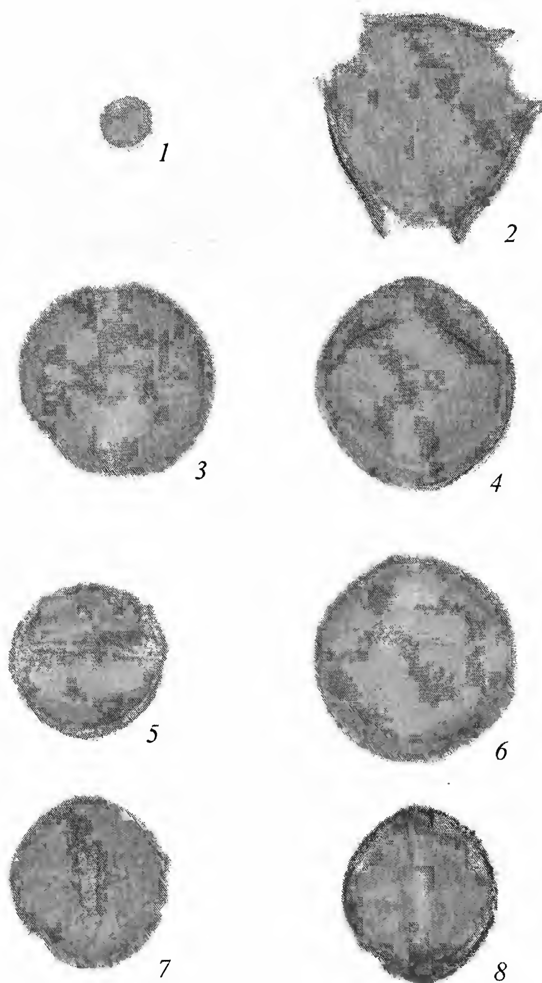


Таблица I. Общий вид пыльцевых зерен видов рода *Rinorea* (СМ).

1 — *R. racemosa*, *2—4* — *R. lanceolata*, *5* — *R. subintegrifolia*, *6* — *R. verticillata*, *7*, *8* — *R. zimmermannii*. *1*, *2* — вид с полюса, *3—8* — вид с экватора.

К с. 573

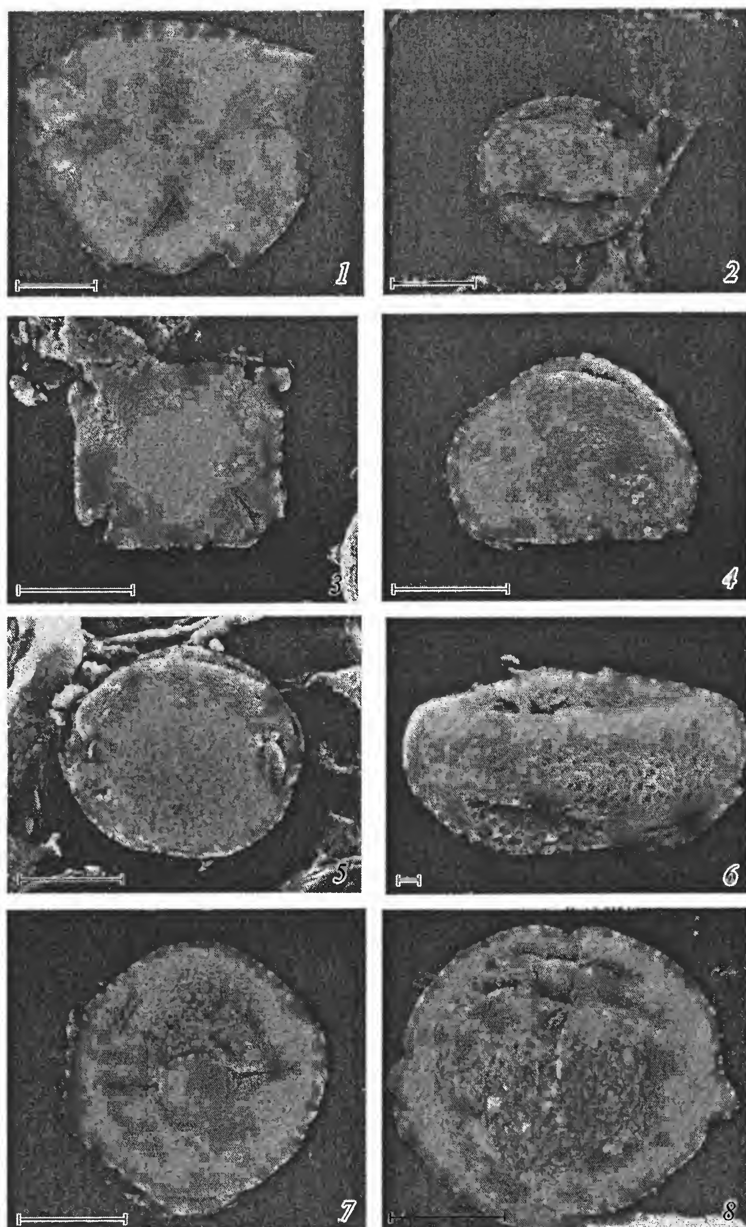


Таблица II. Общий вид пыльцевых зерен видов рода *Rinorea* (СЭМ).

1 — *R. brevipes*, *2* — *R. macrocarpa*, *3* — *R. longicuspus*, *4* — *R. macrocarpa*, *5* — *R. racemosa*, *6* — *R. paniculata*, *7* — *R. dentata*, *8* — *R. zimmermannii*. *1*, *3*, *5* — вид с полюса; *2*, *4*, *6*—*8* — вид с экватора. Масштабная линейка — 10 мкм.

К с. 574

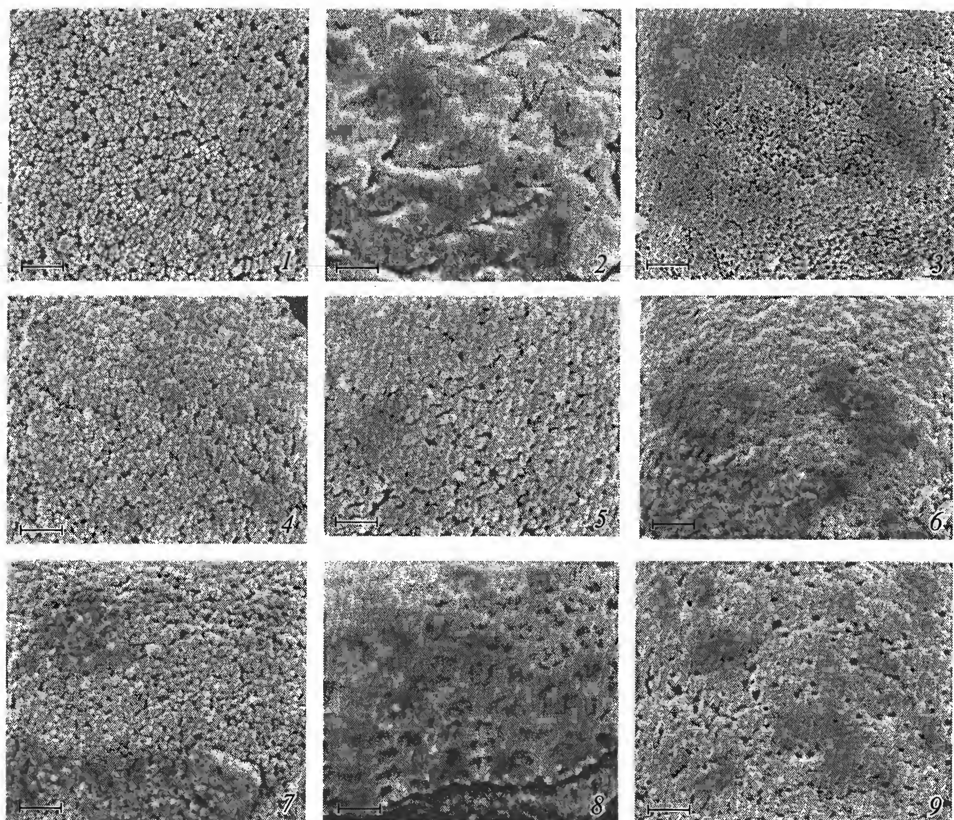


Таблица III. Типы поверхности пыльцевых зерен видов рода *Rinorea*.

1 — *R. longicuspus*, *2* — *R. bornensis*, *3* — *R. vicifolia*, *4* — *R. subintegrifolia*, *5* — *R. laevigata*, *6* — *R. lindeniana*, *7* — *R. macrocarpa*, *8* — *R. paniculata*, *9* — *R. zimmermannii*. *1*, *4*, *5*, *7* — микрошипиково-микроперфорированная поверхность; *2* — складчатая поверхность; *3*, *6*, *9* — микроперфорированная поверхность; *8* — сетчато-микроперфорированная поверхность. Масштабная линейка — 10 мкм.

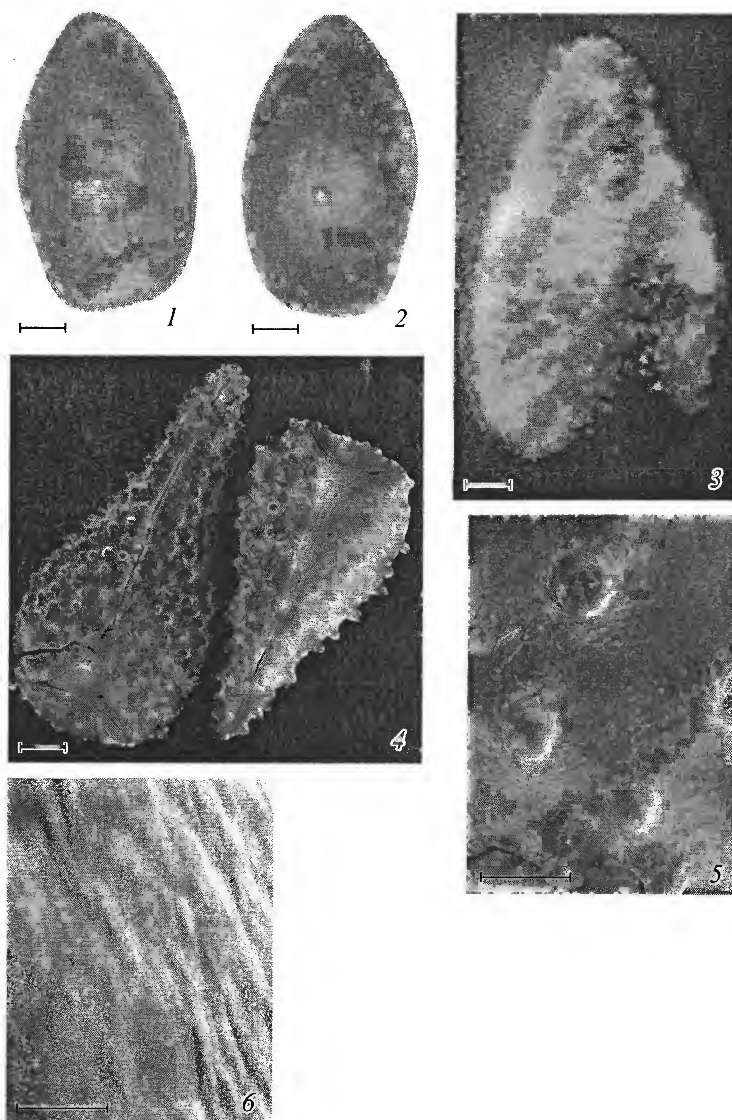


Таблица. Эремы видов родов *Myosotis*, *Oreocarya* и *Cryptantha* (СЭМ, СМ).

1, 2, 6 — *M. asiatica* (Юго-восточная часть Чукотского п-ова, пос. Янракыннот, 22 VIII 1972, В. В. Разживин, Б. А. Юрцев); *3* — *O. humilis* (Colorado Springs 25 VI 1879, N 972, M. E. Jones); *4, 5* — *C. intermedia* (California, San Diego 10 VII 1903, N 3416, T. S. Brandegee). *1, 4* — брюшная сторона эрема с площадкой прикрепления; *2, 3* — спинная сторона эрема; *5, 6* — скульптура поверхности перикарпия. Масштабные линейки, мкм: *1—4* — 200, *5—6* — 100.

характерно для глубинных зон пещер и связано, вероятно, с заносом водорослей водным потоком. В 2003 г. в зале Бездны доминировали *Calothrix elenkinii* Kossins., *Microcoleus delicatulus*, *Nostoc punctiforme* f. *populorum*, *Plectonema boryanum*, *Achnanthes linearis* var. *pusilla* Grun., в 2001 г. — *Navicula minima*, *Nitzschia palea*. Сходство видового состава водорослей поглощающей воронки Шульгана и зала Бездны в районе Подземного Шульгана составляло 60.9 %, при этом наибольшим сходством обладали альгоценозы бентоса (K_C = 63.2 %) и воды (80.0 %), наименьшим — грунта (26.7 %). Эта закономерность наблюдалась на протяжении всего периода исследования. Однако только небольшая часть видов (*Phormidium molle* f. *tenuius* W. et G. S. West, *Synechocystis crassa* Woronich., *Hantzschia amphioxys*, *Navicula minima*, *N. subminuscula*, *Nitzschia palea*, *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs.) встречалась постоянно на протяжении всех лет исследования. Это указывает на то, что ежегодно в зал Бездны с Подземным Шульганом заносится большое количество новых видов водорослей. Таким образом, значения коэффициента флористического сходства Серенсена между альгоценозами поглощающей воронки Шульгана на поверхности земли и альгоценозами полости в зале Бездны доказывают инфлюационный путь проникновения водорослей в пещеру Шульган-Таш.

Сходство альгофлоры другой проточной системы (Дальнее верхнее озеро—Голубое озеро-источник) в разные годы значительно изменялось (K_C варьировал от 28.6 до 55.6 %). Это связано, по-видимому, с тем что количество заносимых водой извне в Дальнее верхнее озеро водорослей в различные годы сильно колеблется. Поэтому влияние данной гидрологической системы на альгофлору Голубого озера-источника непостоянно. Сходство водорослей проточной системы инфлюационных вод зала Хаоса и Голубого озера-источника было более стабильным (K_C в разные годы варьировал от 41.5 до 45.5 %). Занос водорослей данной системой оказывает большее влияние на альгофлору Голубого озера-источника. Несомненно, что значительное влияние на видовой состав водорослей этого озера оказывает и р. Шульган. Так, сходство альгофлоры поглощающей воронки Шульгана и Голубого озера-источника в различные годы составляло от 50.0 до 57.6 %.

За все время исследований в пещере преобладали синезеленые водоросли, что сходно с распределением водорослей и в других исследованных пещерах (Encyclopaedia..., 1994; Виноградова и др., 1997, 2000). Роды *Oscillatoria*, *Phormidium* и *Navicula*, доминирующие в альгофлоре исследованных в мире пещер (Friedman, 1964; Mazon-Williams, 1966; Dayner, Johansen, 1991, и др.), оказались преобладающими и в пещере Шульган-Таш. Таким образом, таксономический состав водорослей пещеры Шульган-Таш на уровне рода и выше сходен с таковым других изученных пещер. В самой пещере участки с относительно богатым видовым составом чередовались с областями с относительно бедным видовым составом, что, видимо, связано с заносом водорослей извне. Особенно четко это прослеживается при анализе альгофлоры гидрологической системы пещеры Шульган-Таш и доказывает инфлюационный путь проникновения водорослей в пещеру. Во всех биотопах с уменьшением освещенности снижается видовое разнообразие водорослей в целом, диатомовых водорослей в особенности, совсем исчезают представители класса центрических и порядка *Araphales* класса пеннатных, снижается количество хроококковых синезеленых водорослей.

Хотя альгофлора пещер довольно разнообразна и к настоящему времени в пещерах обнаружены водоросли, относящиеся ко всем крупным таксонам за исключением класса *Charophyceae*, отделов *Phaeophyta* и *Cryptophyta*, не все обитатели пещер способны жить в полной темноте. Исключительно в темноте обитают лишь троглобионты (к ним относят лишь некоторых представителей синезеленых и жел-

тозеленых водорослей), троглофилы могут развиваться при неярком свете, к троглоксенам же относятся те виды, которые попали в пещеры случайно, и где они не могли развиваться, но все же выжили в периоде покоя. К троглоксенам относятся все диатомовые водоросли, большая часть синезеленых и все зеленые водоросли за исключением рода *Stichococcus* Näg. (Encyclopaedia..., 1994). Виды-троглоксены заносятся в пещеры либо с просачивающимися водами, либо воздушными потоками. Очевидно, что многие из обнаруженных нами в пещере Шульган-Таш видов относятся именно к этой группе. Но встречено небольшое число видов, которые были обнаружены в одних и тех же точках в темновой зоне большую часть времени — *Nostoc paludosum*, *Plectonema boryanum*, *Navicula subminuscula*, *Nitzschia palea*, *Mychonastes homosphaera*. Вид *Plectonema boryanum* был отмечен в различных биотопах (грунт, стены, вода, «ил») на протяжении всего периода исследования. Очевидно, эти виды обладают адаптациями к условиям темнового образа жизни, что позволяет им успешно конкурировать с видами из других таксономических групп.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность С. И. Генкалу за помощь при определении диатомовых водорослей, а также Э. З. Баишевой за определение мхов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта МО РФ (УР.07.01.065).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдуллин Ш. Р. Альгофлора пещеры Шульган-Таш (Каповой) // Молодые ученые Волго-Уральского региона на рубеже веков: Матер. юбилейн. конф. Т. 1. Уфа, 2001. С. 3—4.

Абдуллин Ш. Р. Массовое развитие диатомовых водорослей в бентосе Голубого озера-источника (Южный Урал) // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Русского бот. об-ва. Т. 1. Барнаул, 2003. С. 73—74.

Абдуллин Ш. Р., Шарипова М. Ю. Водоросли пещер Южного Урала и Приуралья // Проблемы экологии и охраны пещер: теоретические и прикладные аспекты: Матер. 1-й Общероссийской научн.-практич. конф. Красноярск, 2002. С. 56—57.

Абдуллин Ш. Р., Шарипова М. Ю. Водоросли некоторых подземных водоемов пещеры Шульган-Таш (Южный Урал) // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий: Матер. Всероссийской научн. конф. Пенза, 2003. С. 190—192.

Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб., 1998. 351 с.

Васильева-Кралина И. И. Альгология. Ч. 1. Якутск, 1999. 101 с.

Вахрушев Г. В. Загадки Каповой пещеры. Уфа, 1960. 32 с.

Виноградова О. Н., Коваленко О. В., Нево Э. Д. и др. *Cyanophyta* пещеры Эль-Вад (Национальный парк Маунт-Кармель, Израиль) // Альгология. 1997. Т. 7. № 4. С. 371—382.

Виноградова О. Н., Коваленко О. В., Вассер С. П. и др. Синезеленые водоросли (*Cyanoprocaryota*) пещеры Джамал (Национальный парк Маунт-Кармель, Израиль) // Альгология. 2000. Т. 10. № 1. С. 82—91.

Водоросли. Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 142 с.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 652 с.

Громов Б В. Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. Л., 1965. Т. 19. С. 125—139.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М. Желтозеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л., 1962. Вып. 5. 272 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1959. Вып. 8. 230 с.

Коршиков О. А. Підкласс протококкові (*Protococcineae*). Вакуольні (*Vakuolales*) та Протококкові (*Protococcales*) // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ, 1953. Вип. 5. 440 с.

Кудряшов И. К. Путеводитель по Каповой пещере. Уфа, 1969. 126 с.

Кучеров Е. В., *Кудряшов И. К.*, *Максютов Ф. А.* Памятники природы Башкирии. Уфа, 1974. С. 282—291.

Ляхницкий Ю. С., *Чуйко М. А.* Гидрогеологические и гидрохимические особенности природных вод района пещеры Шульган-Таш (Каповой) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана. Сб. научн. тр. Миасс, 1999. С. 91—103.

Матвиенко О. М., *Догадина Т. В.* Жовтозелені водорості — *Xantophyta* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ, 1978. Вип. 10. 512 с.

Мошкова Н. А., *Голлербах М. М.* Зеленые водоросли. Класс улотрикосовые (1). Порядок Улотриксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1986. Вып. 10. 366 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Конъюгаты (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1982. Вып. 11. 483 с.

Чикишев А. Г. Пещеры на территории СССР. М., 1975. 136 с.

Шарипова М. Ю. Водоросли пещеры Шульган-Таш // Альгология. 2001. Т. 11. № 4. С. 441—445.

Шарипова М. Ю., *Дубовик И. Е.* Первые исследования водорослей пещеры Шульган-Таш // Вестник БашГУ. 1999а. № 2. С. 44—46.

Шарипова М. Ю., *Дубовик И. Е.* Экология водорослей пещеры Шульган-Таш // Башк. экол. вестн. 1999б. № 2. С. 7—10.

Abdullin Sh. R., *Sharipova M. Yu.* Studies of algae in the Shulgan-Tash (Kapova) Cave, South Ural, Russia // Cave and carst science. 2004. Vol. 31. N 2. P. 83—86.

Dayner D. M., *Johansen J. R.* Observation on the algal flora of Seneca Country, Ohio // Ohio J. Sci. 1991. Vol. 91. N 3. P. 118—121.

Encyclopaedia Biospeleologica. Algae. Bucarest, 1994. Vol. 1. P. 371—380.

Friedmann I. Progress in the biological exploration of caves and subterranean waters in Israel // Intern. J. Speleol. 1964. Vol. 1. N 1/2. P. 29—33.

Maheu P. La flore Spéléologique // Riv. Ital. Spel. 1903. Vol. 1. N 4. P. 11—15.

Maheu J. Contribution á l'etude de la flore souterraine de France // Ann. Sci. Nat. Bot. 1906. Ser. Bot. N 3. P. 1—189.

Mazon-Williams M. A. Futher investigations into bacterial and algal populations of caves in South Wales // Intern. J. Speleol. 1966. N 2. P. 389—395.

SUMMARY

Species diversity of algae was studied in the world-famous cave Shulgan-Tash (Kapova cave), located in the Shulgan-Tash Reserve, at the right side of the Ak-Idel (Belaya) River. 139 species (151 including infraspecific taxa) from *Cyanophyta*, *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Xanthophyta* were identified by direct microscopic observation and cultural method. The algae of the *Cyanophyta* division dominated. The algae taxonomic structure was analysed; dominant species complexes were revealed. The algae diversity decreased with reduction in the light intensity, especially that of *Araphales* (*Bacillariophyta*) and *Chroococcophyceae* (*Cyanophyta*).

УДК 581.526.33 (470.42) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

© И. В. Благовещенский

БОЛОТНЫЕ СОСНЯКИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

I. V. BLAGOVESHCHENSKIY.

PEATLAND PINE FORESTS OF THE CENTRAL VOLGA UPLAND

Ульяновский государственный университет, экологический факультет
432700 Ульяновск, ул. Набережная реки Свияги, 40
Факс (8422)32-08-10
E-mail: mk@sv.uven.ru

Поступила 30.03.2005
Окончательный вариант получен 06.07.2005

Приведена классификация болотных сосняков центральной части Приволжской возвышенности. Охарактеризованы 2 ассоциации и описана 1 новая субассоциация.

Ключевые слова: болота, классификация, ассоциация, субассоциация, союз Ledo-Pinion Tx. 1955, Приволжская возвышенность.

Данная статья является продолжением предыдущей о болотных растительных сообществах с малосомкнутым древесным ярусом (Благовещенский, 2000). В настоящей работе описываются болотные сосняки центральной части Приволжской возвышенности. Под болотными сосняками понимаются сообщества с древесным ярусом преимущественно из *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* или встречающиеся совместно с обычной формой. Сомкнутость крон, как правило, выше 0.2, всегда хорошо развит моховой ярус, сложенный сфагновыми мхами.

Типичные сфагновые сосняки на изучаемой территории встречаются довольно редко (Смирнов, 1903; Солянов, 1963; Благовещенский, 1989, 2000). Такие сообщества образуются на водоразделах, сложенных с поверхности песчаными породами палеогена, и на высоких песчаных надпойменных террасах. Имеющиеся в литературе указания на сфагновые сосняки в изучаемом регионе обычно относятся к сфагновым сообществам с крайне редкой (сомкнутость не более 0.05) и низкорослой сосной (менее 2 м), обычной для любых сфагновых сообществ. Описываемые здесь сообщества сосняков отнесены к ассоциациям Sphagno—Pinetum sylvestris (Kaks 1914) Smagin 2000 и Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000.

Ниже приводятся описания заболоченных сосняков. Все упомянутые в настоящей работе болотные массивы отмечены на карте-схеме, приведенной в первой части статьи.

Класс **Vaccinietea uliginosi Lohm. et Tx. 1955**

Данный класс включает сообщества заболоченных редколесий (березняков и сосняков) со сфагновыми мхами. Выделяется по наложению диагностических блоков Vaccinio—Piceetea и Oxycocco—Sphagnetea.

Диагностические виды: *Betula pubescens*,[1] *Pinus sylvestris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*.

Порядок **Vaccinietalia uliginosi Lohm. et Tx. 1955**

Диагностические виды порядка и класса совпадают. Порядок включает 2 союза.

Союз **Ledo—Pinion Tx. 1955**

Объединяет сообщества сфагновых сосняков.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*, *Polytrichum strictum*, *Dicranum polysetum*.

На изучаемой территории описаны сообщества 2 ассоциаций этого союза (табл. 1).

Асс. **Sphagno—Pinetum sylvestris (Kaks 1914) Smagin 2000** (табл. 1, 2)

Номенклатурный тип: Какс (1914) Pinetum sphagnosum.

Синонимы: Pinetum sphagnosum Kaks 1914, Vaccinio uliginosi—Pinetum sylvestris (Hueck 1925) Kleist 1929.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*.

Морфология. В древесном ярусе доминирует *Pinus sylvestris* обычной формы и формы *uliginosa*, сомкнутость крон 0.6—0.8, высота 12—20 м, диаметр ствола 10—30 см. Постоянно встречается *Betula pubescens*, но ее роль заметно меньше: сомкнутость крон не превышает 0.1, высота 4—7 (13) м, диаметр ствола в среднем 3—5 см.

Моховой ярус обычно хорошо развит, его покрытие в среднем 80—95 %. Доминирует *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, реже *S. fallax*, изредка и с небольшим покрытием (до 10 %) *S. capillifolium* и *S. russowii.* Из бриевых мхов постоянен *Polytrichum strictum* (покрытие до 1 %), реже и с незначительным покрытием отмечаются *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*. Довольно обильно и с высоким постоянством встречаются кустарнички. Характерна *Oxycoccus palustris*, ее покрытие в среднем около 10 %, на кочках до 50 %. Плодоносит клюква довольно слабо. Чаще встречаются *Ledum palustre* и *Chamaedaphne calyculata.* Единично на приствольных кочках произрастает *Vaccinium vitis-idaea.* Хорошо развита пушица влагалищная, формирующая кочковатый микрорельеф, ее покрытие в среднем 20—40 %. Довольно часто, но с небольшим покрытием (до 1 %), встречаются *Carex lasiocarpa* и *Calamagrostis canescens.* Описания сообществ ассоциации приведены в табл. 2.

Систематика. Субассоциаций не выделяется ввиду того, что сообщества ассоциации имеют ограниченное распространение на изучаемой территории и довольно однородны по растительному покрову. Среднее число видов в описании — 14.

От асс. Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000 отличается физиономически и флористически — более высоким древостоем (доминирует сосна обычной формы и формы *uliginosa*), присутствием группы черники (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*)

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по: С. К. Черепанов (1995), мохообразных по: М. С. Игнатов, О. М. Афонина (1992).

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации союза Ledo-Pinion Tx. 1955

Ассоциация	I	II
Субассоциация		1
Число видов	20	27
Число описаний	4	11
Д. в. асс. I, II		
Pinus sylvestris	V^{5}	V^{1-4}
Д. в. асс. I		
Ledum palustre	V^{+-3}	
Eriophorum vaginatum	V^{+-4}	II^{+-1}
Chamaedaphne calyculata	V^{+-2}	V^{+-2}
Д. в. асс. II		
Drosera rotundifolia		IV^{+}
Sphagnum magellanicum	V^{2-4}	II^{1-3}
Д. в. субасс. 1		
Drosera anglica		+
D. × obovata		+
Carex limosa		I^{1}
Scheuchzeria palustris		V^{+-2}
Rhynchospora alba		V^{+-3}
Sphagnum majus		III^{3-5}
S. papillosum		V^{2-5}
Д. в. союз Ledo-Pinion		
S. angustifolium	V^{1-5}	
Polytrichum strictum	IV^{1}	I^{+-1}
Dicranum polysetum	III^{1}	
Pleurozium schreberi	III^{1}	
Vaccinium vitis-idaea	II^{1}	
Д. в. класс Vaccinietea uliginosi		
Betula pubescens	V^{1-2}	IV^{1-4}
Polytrichum commune	III^{+}	
Aulacomnium palustre	II^{+}	+
Д. в. класс Oxycocco-Sphagnetea		
Oxycoccus palustris	V^{1-3}	V^{1-4}
Прочие виды		
Sphagnum fallax	IV^{1-3}	IV^{+-4}
S. capillifolium	II^{+}	
S. russowii	II^{+}	
Calamagrostis canescens	III^{+}	I^{1}
Carex lasiocarpa	III^{+}	V^{1-3}
C. rostrata		+
Comarum palustre		+
Naumburgia thyrsiflora		+
Molinia caerulea		I^{+-1}
Pedicularis palustris		I^{+}
Salix lapponum		+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциация	I	II
Субассоциация		1
Число видов	20	27
Число описаний	4	11
Salix myrtilloides		+
Sphagnum cuspidatum		+
Pohlia nutans	II$^+$	

Примечание. Ассоциации: 1 — Sphagno-Pinetum sylvestris (Kaks 14) Smagin 2000; II — Pino sylvestris-Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000. Субассоциации: 1 — Rhynchosporetosum albae; Д. в. — диагностические виды; римские цифры — класс постоянства (r — <5 %, «+» — 5—10 %, I — 10—20 %, II — 20—40 %, III — 40—60 %, IV — 60—80 %, V — >80 %); арабские цифры — классы проективного покрытия («+» — <1 %, 1 — 1—5 %, 2 — 5—15 %, 3 — 15—25 %, 4 — 25—50 %, 5 — >50 %).

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав асс. Sphagno-Pinetum sylvestris (Kaks 1914) Smagin 2000

Название болота	Моховое VIII			
Номер описания	693	691	690	692
Уровень воды (кочка)	−60	−65	−70	−65
Число видов	15	13	12	13
Деревья и кустарники				
Betula pubescens	0.05; 5; 5	0.05; 13	0.1; 5; 4.5	0.1; 6; 4
Pinus sylvestris	0.75; 20	0.7; 13; 14	0.8; 16; 18	0.7; 16; 20
Травы и кустарнички	15	45	45	25
Calamagrostis canescens	1	+		
Carex lasiocarpa	1			+
Chamaedaphne calyculata	+	1	7	+
Eriophorum vaginatum	3	40	40	10
Ledum palustre	+	7	10	20
Oxycoccus palustris	10	20	1	3
Vaccinium vitis-idaea			1	
Мхи	90	95	80	15
Aulacomnium palustre			+	
Dicranum polysetum	+	2		
Pleurozium schreberi		2		+
Pohlia nutans	+			
Polytrichum commune	+		+	
P. strictum	1	1		+
Sphagnum angustifolium	60	50	20	3
S. capillifolium	9			
S. fallax		20	10	2
S. magellanicum	20	20	50	10
S. russowii				+

Примечание. Типовое описание № 691. Арабскими цифрами дано покрытие вида в процентах, «+» — покрытие <1 %. Для видов древесного яруса: первое число — сомкнутость крон, второе — средняя высота, третье — средний диаметр.

и отсутствием группы подбела (*Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum fuscum*).

Распространение и экология. Всего в ассоциации отмечено 20 видов. Сообщества ассоциации имеют ограниченное распространение на изучаемой территории. Обнаружены в юго-восточной части болота Моховое VIII Сурского р-на, где они тянутся полосой (шириной 100—110 м) вдоль окраины болота. Микрорельеф кочковатый. Кочками занято до 50 % площади. Большинство кочек образовано пушицей, их высота 20—25 см, другие кочки сложены *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. russowii*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, их высота 30—35 см. Более высокие кочки чаще являются приствольными возвышениями. Уровень воды под кочками 60—70 см. Растительные сообщества этой ассоциации развиваются на неглубокой торфяной залежи 0.5—1.0 м, подстилаемой песками.

Аналогичные сообщества описаны В. И. Смирновым (1903) на болоте 20 км южнее г. Кузнецка Пензенской обл. Как отмечает автор, эти сообщества распространены ближе к центральной части болота. Древостой образован сосной высотой приблизительно 5 сажен (около 11 м). Развит моховой покров из сфагнов, также отмечаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Salix lapponum*, *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum*. В. И. Смирнов относит это сообщество к Pinetum sphagnosum. Подбел, по существующим представлениям, считается диагностическим видом близкой асс. Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii, но в данном случае его присутствие может быть связано со сменой Pinetum sphagnosum в направлении к центру болота сообществом из сфагновых мхов с травами из группы подбела (*Drosera rotundifolia* и др.). Сфагновые сосняки также отмечаются для Пензенской обл. А. А. Соляновым (1963), для Мордовии (болото Клюквенное, Ичалковский район) — Н. И. Пьявченко (1958).

Охрана. Подобные сообщества, типичные для Северо-Запада России, весьма редки для изучаемой территории. Болото Моховое VIII, где встречаются сфагновые сосняки, утверждено памятником природы Ульяновской обл.

Асс. **Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000**

Номенклатурный тип. Филатов (1913) Sphagnetum magno-pinosum.

Синонимы: Sphagnetum magno-pinosum Filatov et Yurev 1913: Spongion magno-pinosum Аболин 1914; Pineto-angustifolii—Sphagnetum eriophoroso-lyoniosum Корчагин 1940; Pineto-angustifolii—Sphagnetum nano-betuloso-lyoniosum Корчагин 1940; Pinus sylvestris—Calluna vulgaris—Sphagnum angustifolium ass. Osvald 1923; Sphagnetum magellanici boreale pinetosum Jasn. 1966; Magellanici—Eriophoro-pinetum Passarge Hofman 1968.

Диагностические виды: *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum magellanicum*.

Морфология. Для ассоциации характерны 2 эдификаторных яруса — древесный и моховой. Древесный ярус образован сосной с незначительной примесью березы пушистой, сомкнутость крон в среднем 0.3, иногда до 0.6. Сосна представлена формой *uliginosa*, сомкнутость крон в среднем 0.2—0.3, реже до 0.4, высота в среднем 5—6 м, диаметр ствола 10—20 см, возраст до 150 лет. Береза пушистая, хотя и постоянно встречается в древостое, сильно угнетена, ее высота чаще составля-

ет 2—3 м, сомкнутость крон обычно не превышает 0.1. Моховой ярус хорошо развит, его покрытие 90—100 %. Доминируют *Sphagnum fallax*, *S. papillosum* и *S. majus* (в зависимости от микрорельефа и других причин, о чем будет сказано ниже). Реже встречаются *Sphagnum magellanicum* и *Polytrichum strictum*. Среди кустарничков доминируют *Chamaedaphne calyculata* и *Oxycoccus palustris*. В травостое преобладают *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris* и *Carex lasiocarpa*, изредка в небольшом обилии встречаются *Carex limosa* и *Eriophorum vaginatum*. Описания сообществ ассоциации приведены в табл. 3.

Систематика, экология, распространение. Сообщества этой ассоциации достаточно редки для изучаемой территории. Были описаны на небольшом (7.5 га) болоте Малое Инзенского р-на. Последнее располагается на водоразделе, его котловина сформировалась в песчаных породах палеогена. Растительный покров этого болота практически целиком (за исключением окраины) сложен сообществами этой ассоциации. Микрорельеф кочковатый. Уровень воды (август) под кочками 25—45 см, под коврами — 14—20 см, мощность торфяной залежи 3.3—4.5 м. Всего в составе ассоциации 27 видов. А. А. Чигуряевой (1941) подобные сообщества отмечены в центральной части болота у с. Аряш Русскокамешкирского р-на Пензенской обл.

В пределах этой ассоциации В. А. Смагин и М. С. Боч выделяют субассоциации по наличию или отсутствию вереска — chamaedaphnetosum и callunetosum (Смагин, 1988, 2000; Боч, Смагин, 1993). На изучаемой территории вереск на болотах не встречается (был отмечен лишь однажды в сухом сосновом бору, но за последние десятилетия не найден), т. е. описываемые сообщества ближе к первой субассоциации. Однако ряд особенностей, присущих описываемым сообществам, позволяет их рассматривать как особую субассоциацию.

Субасс. rhynchosporetosum albae subass. nov. Представлена 11 описаниями. Характерна неоднородность растительного покрова, проявляющаяся в его мозаичности. Последняя создается благодаря жизнедеятельности относительно крупных сосен (высота 5—6 м, возраст 100—150 лет), которые довольно равномерно разбросаны по всему болоту. Вокруг сосен создается особый режим влажности благодаря иссушающему действию их корневых систем. Поэтому вблизи крупных стволов формируются микроценозы из чистых зарослей *Chamaedaphne calyculata* или из *Oxycoccus palustris*, *Carex lasiocarpa* и *Sphagnum fallax* вместе с ним. На некотором удалении от сосен (2—3 м) появляются микроценозы с участием *Sphagnum papillosum*, затем *S. majus*, при этом в травяном ярусе господствуют *Rhynchospora alba* и *Scheuchzeria palustris*. Здесь *Sphagnum papillosum* образует либо низкие кочки среди *S. majus*, либо ковры. Такие микроценозы являются фрагментами сообществ субассоциаций sphagnetosum majii (Sjörs 1948) Dierssen 1982 и sphagnetosum papillosi Boč, Smagin 1993 асс. Rhynchosporetum albae (Koch 1926) Tx. 1937. Пестрота растительного покрова усиливается благодаря присутствию высоких кочек, образованных *Polytrichum strictum* и невысоких кочек *Sphagnum fallax* и других мхов. Подробный анализ микроценотической структуры этого сообщества излагается в отдельной работе (Благовещенский, 1989). Несмотря на высокую пестроту растительного покрова, подобные сочетания микроценозов мы рассматриваем в рамках одного фитоценоза, так как фрагменты фитоценозов меньше площади выявления, испытывают сильное взаимное влияние и, кроме того, они взаимосвязаны общим эдификаторным ярусом из сосны. Среднее число видов в описании — 12.

От асс. Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000 отличается безусловным преобладанием в древесном ярусе сосны и меньшим участием мезотрофных видов.

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав асс. Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000

Название болота	Малое										
Номер описания	203	204	205	206	207	211	215	208	212	804	807
Год	1981	1981	1981	1981	1981	1981	1981	1981	1981	1986	1981
Уровень воды (межкочье)	−15	−17	−15	−14	−15	−16	−25	−5	−10		−27
Уровень воды (кочка)										−31	−36
Число видов	12	10	11	8	7	11	12	11	17	13	15
Деревья и кустарники											
Betula pubescens	0.1; 2.2; 3		0.1; 1.2; 2			0.2; 3; 3	0.05; 3; 2	0.5; 3; 3	0.2; 4; 4	0.05; 1.7; 3	0.1; 2.4; 2
Pinus sylvestris	+	+	0.4; 2; 3	0.3; 6; 20	0.1; 1.5; 2	0.2; 4; 8	0.3; 8; 28	0.2; 6; 15	+	0.15; 4; 11	0.3; 5; 14
Salix lapponum									10		
S. myrtilloides									3		
Травы и кустарнички	25	45	35	35	30	35	55	35	70	60	40
Calamagrostis canescens	2								+		
Carex lasiocarpa	10	10	1	20	1	5	10	20	20	20	15
C. limosa								5	3		
C. rostrata									2		
Chamaedaphne calyculata	+	+	2	3		5	15	+	15	10	20
Comarum palustre									10		
Drosera anglica		+									
D. × obovata	+										
D. rotundifolia	+	+	+		+	+	+				+
Eriophorum vaginatum							+		+	1	
Molinia caerulea		+		2							
Naumburgia thyrsiflora	+										
Oxycoccus palustris	3	20	15	2	10	5	20	5	50	40	20
Pedicularis palustris		+				+					
Rhynchospora alba	10	20	20	15	20	20	10	+	+	5	3
Scheuchzeria palustris	+	+	3	5	5	5	5	10	5	3	2

Мхи	80	100	100	100	100	95	90	100	90	95	90
Aulacomnium palustre											+
Polytrichum strictum							+			1	2
Sphagnum cuspidatum											1
S. fallax			+			5	30	+	5	+	40
S. magellanicum			20							10	2
S. majus	40			100				90	80	30	30
S. papillosum	40	100	80		100	90	60	10	5	55	15

Примечание. Типовое описание — № 807, обозначения те же, что и в табл. 2.

От асс. Sphagno—Pinetum sylvestris (Kaks 1914) Smagin 2000 отличается меньшей высотой (до 10 м) и сомкнутостью (в среднем 0.1—0.3) древесного яруса, отсутствием группы черники (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*), присутствием группы подбела (*Drosera rotundifolia*, но самого подбела в описанных сообществах нет), слабым развитием мезотрофных видов и мощной торфяной залежью (до 4 м). М. Г. Напреенко (2002) в качестве отличительного признака от Sphagno—Pinetum sylvestris указывает отсутствие березы в древесном ярусе. В наших описаниях береза встречается довольно часто, но она сильно угнетена, ее высота обычно составляет 1—3 м. М. С. Боч, В. А. Смагин (1993) отличительным признаком от той же ассоциации считают отсутствие мезотрофных видов, в частности *Carex lasiocarpa*. Последняя в наших описаниях встречается регулярно, но в небольшом обилии и с невысокой жизненностью (*Carex lasiocarpa*, строго говоря, евритроф). Другие мезотрофные виды практически отсутствуют.

В изученных сообществах асс. Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii отсутствует *Sphagnum angustifolium* (совсем не отмечен на болоте Малое, где описана эта ассоциация), здесь он замещается экологически очень близким *S. fallax*.

Тем не менее по основным признакам (безусловному доминированию сосны в древесном ярусе и наличию ядра олиготрофных и олигомезотрофных видов в травяно-кустарничковом ярусе) описываемые сообщества относятся к асс. Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii. Однако указанные выше специфические особенности данных сообществ (присутствие *Carex lasiocarpa* и *Betula pubescens*, своеобразная микроценотическая структура) позволяют их рассматривать в качестве особого географического варианта — восточно-европейского лесостепного.

Охрана. Описанные выше олигомезотрофные сообщества крайне редки для региона. Это связано не только с неблагоприятными природными условиями для развития подобных болот, но и в связи с проводимыми в 40—60-х годах XX в. торфоразработками. В этих фитоценозах встречаются виды, находящиеся на изучаемой территории на южной границе распространения: *Drosera rotundifolia*, *D. anglica*, *Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata*, многие сфагновые мхи и др. Болото Малое, где распространены данные сообщества, утверждено памятником природы Ульяновской обл., на нем запрещены все виды хозяйственной деятельности.

Таким образом, описанные здесь сообщества сфагновых сосняков относятся к 2 ассоциациям: Sphagno—Pinetum sylvestris (Kaks 1914) Smagin 2000 и Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000. Сообщества первой из них следует считать лесными, так как эдификаторным является древесный ярус, в составе которого наряду с сосной формы *uliginosa* участвует и сосна обычной формы, он имеет значительную сомкнутость (0.6—0.8) и высоту (12—20 м). В моховом ярусе обычны лесные виды. Сообщества второй ассоциации являются болотными, поскольку имеют 2 эдификаторных яруса — моховой и древесный. Последний образован сосной исключительно формы *uliginosa*, имеет меньшую сомкнутость (0.3) и высоту (5—6 м). В моховом ярусе присутствуют исключительно болотные виды.

Сообщества асс. Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii, имея в целом сходство с аналогичными сообществами Северо-Запада России, отличаются присутствием, хотя и незначительным, *Carex lasiocarpa* и *Betula pubescens*, своеобразной микроценотической структурой. Это позволяет их рассматривать в качестве особого географического варианта. Сообщества обеих ассоциаций очень редки для изучаемой территории, так же как и многие виды растений, входящие в их состав и находящиеся здесь на южной границе распространения. В связи с этим болота, где распространены сообщества указанных ассоциаций, утверждены памятниками природы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский И. В. Микроценотическая структура растительных сообществ сфагновых болот Ульяновской области // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкций палеогеографических условий. Таллин, 1989. С. 20—24.

Благовещенский И. В. Растительные сообщества с клюквой (*Oxycoccus palustris* Pers.) на болотах Ульяновского Предволжья // Уч. зап. УлГУ. 2000. Сер. Экология. Вып. 1(2). С. 22—31.

Благовещенский И. В. Болотные березняки центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 425—445.

Боч М. С., *Смагин В. А.* Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Игнатов М. С., *Афонина О. М.* Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—85.

Какс А. М. Болота окрестностей озера Дулово // Материалы по изучению восточного болотного района Псковской губ. под руководством В. Н. Сукачева. Псков, 1914. Т. 3. С. 1—76.

Напреенко М. Г. Флора и растительность верховых болот Калининградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2002. 38 с.

Пьявченко Н. И. Торфяники Русской лесостепи. М., 1958. 192 с.

Смагин В. А. Болотные сосняки на северо-западе РСФСР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 255—263.

Смагин В. А. Ассоциации лесных болот класса Vaccinietea uliginosi на севере Европейской России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 83—94.

Смирнов В. И. Ботанико-географические исследования в северо-восточной части Саратовской губернии // Тр. об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1903. Т. 37. Вып. 4. С. 1—130.

Солянов А. А. Флора и растительность Пензенской области и некоторые вопросы их рационального использования // Уч. зап. Пензенского пед. ин-та. 1964. Вып. 10. С. 128—174.

Филатов С. М. Болота между озерами Полисто и Цевло // Материалы по изучению восточного болотного района Псковской губ. под руководством В. Н. Сукачева. Псков, 1913. Т. 2. С. 1—99.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чигуряева А. А. Ивановские торфяники // Ученые записки СГУ. 1941. Т. 15. Вып. 7. Сер. Биология. С. 3—82.

SUMMARY

A classification of peatland pine forests in the central part the Volga Ulpand is presented in the paper. Two associations were characterized, and one new subassociation was described.

Class Vaccinietea uliginosi Lohm. et Tx. 1955
Order Vaccinietalia uliginosi Lohm. et Tx. 1955
Alliance Ledo—Pinion Tx. 1955
Association Sphagno—Pinetum sylvestris (Kaks 1914) Smagin 2000
Association Pino sylvestris—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000
Subassociation rhynchosporetosum albae subass. nov.

УДК 582.545.12 : 581.95 (474) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

© В. И. Мельник,[1] А. Р. Баранский,[1] В. И. Матейчик[2]

ДИНАМИКА АРЕАЛА *CLADIUM MARISCUS* (*CYPERACEAE*) В УКРАИНЕ

V. I. MELNIK, A. R. BARANSKY, V. I. MATEICZIK.
THE DYNAMICS OF THE GEOGRAPHICAL RANGE OF *CLADIUM MARISCUS* (*CYPERACEAE*) IN UKRAINE

[1] Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Тел. 0442850480
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua
[2] Шацкий национальный природный парк
44021 Волынская обл., Шацкий р-н, с. Свитязь
Поступила 14.04.2005
Окончательный вариант получен 28.06.2005

Приведены новые сведения о географическом распространении редкого вида флоры Украины *Cladium mariscus* (*Cyperaceae*) на Волыно-Подольской возвышенности и в Полесье. Охарактеризованы местообитания вида, подтверждены данные о деградации его популяций на Волыно-Подольской возвышенности. Приведены доказательства миграции вида в Полесье. Предложены рекомендации по созданию ботанических заказников.
Ключевые слова: *Cladium mariscus*, ареал, местообитание, популяция, флора, Украина.

Редкий вид флоры Украины *Cladium mariscus* (L.) Pohl (*Cyperaceae*) внесен в «Красную книгу Украины» (Червона..., 1996). Сообщества этого вида включены в Зеленую книгу Украины (Зеленая..., 1987) и в региональную Зеленую книгу западной Украины (Раритетнi..., 1998). *C. mariscus* охраняется также в России, Беларуси, Литве, Латвии, Эстонии, Чехии, Словакии, Болгарии и некоторых других странах Европы (Червена..., 1984; Красная..., 1988; Чырвоная..., 1993; Sārkanā..., 1985; Cervena..., 1999).

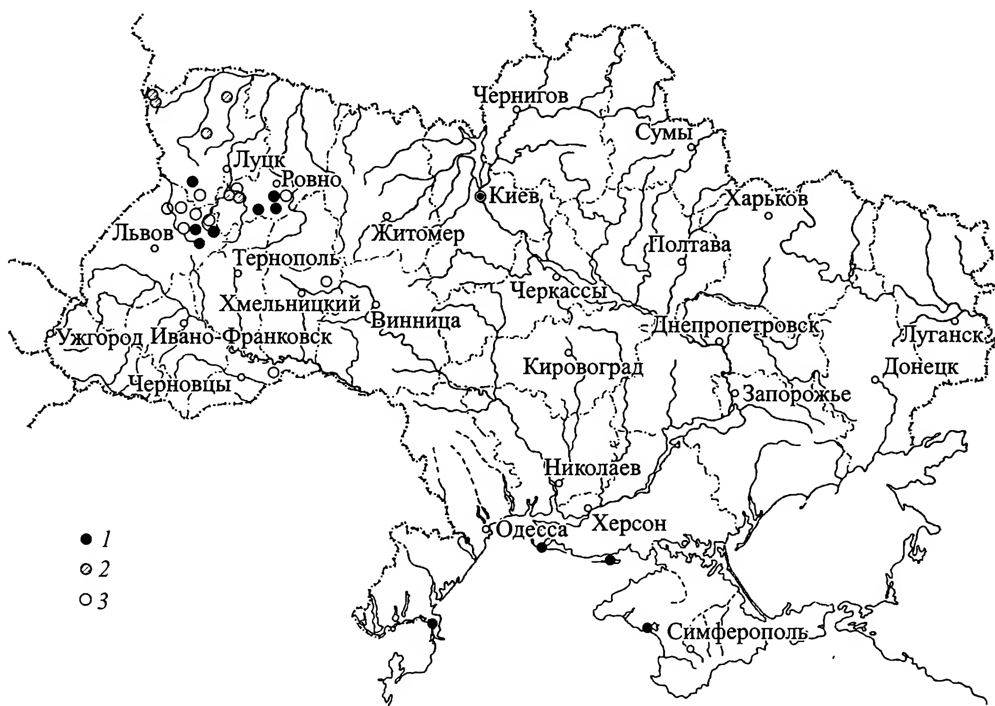
Препятствием в деле охраны *C. mariscus* в Украине является недостаточная изученность современного состояния популяций вида. В 1990—2004 гг. нами изучались современное географическое распространение и условия местообитаний *C. mariscus* в Украине. Названия растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

Европейская часть ареала *C. mariscus* охватывает Атлантическую и Центральную Европу, Средиземноморье (Balátová-Tuláčkova, 1991). На Восточно-Европейской равнине встречаются только отдельные островные местонахождения *C. mariscus* в Эстонии, Латвии, Литве, Беларуси, России (северо-западные области, Валдай, Заволжье) и в Украине (Егорова, 1976; Коротков и др., 1986). В первой обобщающей работе о географическом распространении *C. mariscus* в Украине (Барбарич,

1962) приведены сведения о 15 местонахождениях вида на западе страны и в северном Причерноморье. Причерноморские популяции относятся к подвиду *C. mariscus* subsp. *martii* (Roem. et Schult.) Egor., западноукраинские — к типовому подвиду *C. mariscus* subsp. *mariscus*.

В Причерноморье в пределах Украины зафиксировано 4 локалитета вида — в дельте р. Дунай, в окрестностях г. Вилково Одесской обл., на Тендровской косе и о-ве Джарылчаг Херсонской обл., на мысе Феолент в Крыму вблизи г. Севастополя (см. рисунок), где *C. mariscus* произрастает на солонцеватых болотах морского побережья (Барбарич, 1962). Все причерноморские местонахождения *C. mariscus* subsp. *martii* сохранились к настоящему времени. Они охраняются в Дунайском и Черноморском биосферных заповедниках и в заказнике общегосударственного значения Джарылгач (Андриенко, 1982).

Для запада Украины А. И. Барбарич (1962) приводил 11 местонахождений *C. mariscus*. Одно из них, в окрестностях г. Хотин Черновицкой обл. приурочено к Хотинской возвышенности, остальные — к Волыно-Подольской возвышенности, где большая часть местонахождений вида зафиксирована в Ровенской обл.: в пойме р. Устьи вблизи с. Дермань; между селами Ивачково и Новомильск в Здолбуновском р-не; в пойме р. Горынь между селами Посягва Гощанского р-на и Тайкуры Здолбуновского р-на; в окрестностях с. Перевердив Млыновского р-на. Одно местонахождение было обнаружено в Волынской обл. — на болоте между с. Довгив Гороховского р-на и пос. Горохов и одно местонахождение в Хмельницкой обл. — в окрестностях г. Летичева. Для Львовской обл. А. И. Барбарич (1962), по литературным и гербарным данным, отметил следующие местонахож-



Распространение *Cladium mariscus* (L.) Pohl в Украине.

1 — местонахождения вида, обнаруженные до 1990 г.; *2* — новые местонахождения, обнаруженные после 1990 г.; *3* — местонахождения, где вид в настоящее время не обнаружен (по-видимому, не сохранился).

дения: по обоим берегам р. Островки между городами Радехов и Лопатин; в пойме р. Бандурки в окрестностях с. Смольное Бродовского р-на; в окрестностях г. Броды; возле станции Каменка. Следует заметить, что А. И. Барбаричем не были учтены местонахождения *C. mariscus* в окрестностях станции Галичаны вблизи г. Горохова на Волыни, где, согласно данным S. Macko (1948—1952), *C. mariscus* произрастает совместно с *Betula humilis*, *Schoenus ferrugineus*, *Swertia perennis* и другими видами, и в урочище Лагодив в окрестностях с. Пониковица Бродовского р-на Львовской обл., где вид был собран С. Л. Шелестом в 1958 г. (гербарий KWHA).

В 60-е годы XX в. на западе Украины широко проводилась осушительная мелиорация, которая оказала отрицательное воздействие на состояние популяций *C. mariscus*. Т. Л. Андриенко (1982) высказала предположение о том, что все они уже утрачены. Однако позднее ей удалось подтвердить произрастание вида в окрестностях с. Дермань Здолбуновского р-на Ровенской обл. (Андриенко, Попович, 1986). Здесь, помимо урочища Подзаставье, которое описал А. И. Барбарич (1962), *C. mariscus* была выявлена в 4 км от него в урочище Залужье.

А. А. Кагало (1990) обнаружил новое местонахождение *C. mariscus* на Подольской возвышенности в верховьях р. Западный Буг в так называемой Колтовской улоговине в окрестностях сел Колтов, Опаки, Верхобуж и Кругов Золочевского р-на Львовской обл. Здесь *C. mariscus* образовала монодоминантные и полидоминантные сообщества с участием *Schoenus ferrugineus* L., *Carex davalliana* Smith., *Epipactis palustris* (L.) Crantz и других видов.

А. А. Кагало (1990) указывал также на сохранность *C. mariscus* на Подольской возвышенности в окрестностях г. Броды Львовской обл., что подтвердил также В. Н. Баточенко (1998), который из урочища Кемпа в окрестностях этого города собирал семена *C. mariscus*. Е. Шморгун (1990) подтверждает произрастание *C. mariscus* на Волынской возвышенности в окрестностях с. Тайкуры Здолбуновского р-на Ровенской обл.

Во время экспедиционных исследований в 1990—2004 гг. нами были выявлены новые местонахождения *C. mariscus* на Волынской возвышенности и Волынском Полесье.

На Волынской возвышенности сообщества *C. mariscus* были обнаружены нами в долине р. Иквы на болотистом массиве Мятын вблизи одноименного села и на болоте Загайное в урочище Войница вблизи с. Войница Млыновского р-на Ровенской обл. В окрестностях с. Мятин *C. mariscus* образует монодоминантное сообщество на берегу небольшого озера. В этом местообитании почва карбонатная торфянистая, сильно минерализованная. Прослойка торфа небольшая — до 20 см. Под ней залегает мергель. Общее проективное покрытие травостоя составляет 90—95 %, доминанта *C. mariscus* — 80—90 %. В первом ярусе, помимо *C. mariscus*, встречаются *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Eupatorium cannabinum* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. Второй ярус образован осоками *Carex cespitosa* L., *C. rostrata* Stokes, *C. vaginata* Tausch и *Schoenus ferrugineus*. В состав этого яруса входят также *Hypericum tetrapterum* Fries, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Epipactis palustris*, *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Pinguicula vulgaris* L., *Salix myrtilloides* L. Интересно отметить, что на этом болотном массиве сообщества *C. mariscus* распространились на участки, освобожденные от растительного покрова после добычи торфа.

Во втором обнаруженном нами местонахождении *C. mariscus* на Волынской возвышенности на болоте Загайное вблизи с. Войница популяция вида немногочисленная. Болото Загайное примыкает к небольшому озеру в пойме р. Иквы и за-

нимает площадь 0.5 га. Основу растительного покрова болота составляют осоки *Carex caespitosa*, *C. flava* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. rostrata*, *C. vaginata*. Встречаются *Eupatorium cannabinum*, *Inula helenium* L., *Lythrum salicaria* L., *Parnassia palustris* L., *Scutellaria altissima* L. и редкие, внесенные в Красную книгу Украины (Червона..., 1996) виды *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *D. maculata*, *Epipactis palustris*. Популяция *C. mariscus* расположена по окраинам болота в виде двух фрагментов, общая площадь которых около 20 м^2. По существу, эта популяция приурочена к экотону между болотом и пойменным лугом, где под незначительной (10—20 см) прослойкой торфа залегает мергель.

Таким образом, из 16 зафиксированных на Волыно-Подольской возвышенности местонахождений *C. mariscus* (см. рисунок) исследованиями, проведенными за последние 20 лет, подтверждено 8 местонахождений. В остальных 8 местонахождениях вид к нашему времени не сохранился в связи с проведением осушительных мелиораций.

В Полесье *C. mariscus* впервые был обнаружен в 1996 г. М. Н. Загульским (Львовский государственный университет) в урочище Тополина на северо-восточном побережье оз. Свитязь на территории Шацкого национального парка вблизи турбазы у пос. Шацк Волынской обл. Тогда было выявлено лишь несколько особей *C. mariscus*. За истекшее десятилетие численность популяции значительно увеличилась. В настоящее время она занимает участок площадью около 2 га в блюцевидном слегка заболоченном понижении рельефа на побережье оз. Свитязь. Почва здесь в стадии формирования: гумусовый слой слабо выражен, приповерхностно залегает мергель, в некоторых местах перекрытый песчаными отложениями, мощностью 1—5 см. Монодоминантное сообщество *C. mariscus* имеет проективное покрытие 80 %. Растительный покров образуют также *Carex flava*, *C. limosa* L., *Juncus effusus* L., встречаются кустарники (*Salix aurita* L.).

Несколько особей *C. mariscus* выявлено на побережье Пулемецкого оз., которое также входит в систему Шацких озер.

Согласно данным учета природно-заповедного фонда Волынской обл. (Природно-заповідний..., 1999), *C. mariscus* произрастает в гидрологическом заказнике Великообзырский вблизи с. Пищане Камень-Каширского р-на.

Новый локалитет вида выявлен нами на берегу оз. Болотное, которое расположено севернее с. Озеряны Турийского р-на Волынской обл. на территории зоологического заказника Озерянский. Площадь заказника — 13 га. Пологие берега озера в западной части сформированы торфянистыми, в северной и восточной части песчаными отложениями, под которыми залегает мергель. Популяция *C. mariscus* расположена в восточной части побережья озера и занимает участок площадью около 3 га. На большей части этой территории *C. mariscus* доминирует. Проективное покрытие вида в среднем 70, местами до 100 %. В первом ярусе кроме доминанта встречаются *Phragmites australis* (5—10 %), *Cirsium palustre*, *Eupatorium cannabinum*, *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Salix aurita*, *S. cinerea* L., *S. purpurea* L. Второй ярус образован *Carex flava*, *C. limosa*, *C. rostrata*, *Hypericum tetrapterum*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Salix lapponum* L., *S. rosmarinifolia*, *Scirpus lacustris* и редкими, внесенными в Красную книгу Украины (Червона..., 1996) видами — *Epipactis palustris*, плотность популяции которого 4—5 особей на 1 м^2, и *Pinguicula vulgaris*, плотность особей которого 25 особей на 1 м^2.

Описанное местообитание является экотоном между болотом и пойменным лугом. По мере продвижения к евтрофному болоту *C. mariscus* теряет свои позиции и уступает роль доминанта *Phragmites australis*. На другой стороне к массиву примыкает пойменный луг. Здесь роль *C. mariscus* также невелика, его проективное

покрытие — 20 %. Увеличивается участие лугово-болотных и луговых видов *Molinia caerulea*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Potentilla erecta*, *Lycopus europaeus* L., *Ranunculus acris* L., *R. repens* L., *Succisa pratensis* Moench.

Вне Волынского Полесья *C. mariscus* не был отмечен не только в пределах Украинского Полесья, но и на всей Полесской низменности, включая Белорусское Полесье. Единственное белорусское местонахождение вида зафиксировано в окрестностях дер. Ольшево Мядельского р-на Минской обл. вблизи границы с Литвой (Редкие..., 1987).

Некоторый авторы (Барбабич, 1962; Андриенко, Попович, 1986; Раритетні..., 1988) относят *C. mariscus* к третичным реликтам флоры Украины. Поскольку Волыно-Подольская возвышенность не покрывалась оледенениями, не исключено, что этот вид сохранился на Волыно-Подолии как третичный реликт, хотя прямых доказательств в виде палеонтологических остатков нет. Согласно другой точке зрения (Balátová-Tuláčkova, 1991; Marek, 1991), *C. mariscus* мигрировал в Восточную Европу в послеледниковье из западно-европейских рефугиумов. До наступления оледенений ареал вида в Европе был шире современного. В ледниковый период происходило сокращение ареала в Южной Швеции и на северо-западе Восточно-Европейской равнины (Bertsch, 1953; Кац и др., 1977). Н. Я. Кац (1956) связывает сокращение ареала вида не с воздействием ледников, а с увеличением торфяников и уменьшением в связи с этим резерва местообитаний *C. mariscus*, который не является видом торфянистых болот, а произрастает на песчаном, богатом известью илистом грунте по берегам озер и болот. Это подтверждают и наблюдения Т. Л. Андриенко и С. Ю. Поповича (1986) на Волынской возвышенности, которые отмечают, что по мере накопления слоя торфа и перехода евтрофной стадии развития в мезотрофную популяции *C. mariscus* разрушаются и со временем вид исчезает из данной экосистемы. Как уже указывалось, антропогенные воздействия, в первую очередь осушительные мелиорации, также усиливают деградацию местообитаний вида в Украине.

В то же время нельзя исключать возможность возникновения благоприятных условий для формирования новых местообитаний *C. mariscus* и расширения ареала вида. Такие условия в настоящее время имеются на берегах озер Волынского Полесья. Следует заметить, что Полесье — один из наиболее изученных во флористическом и геоботаническом отношениях регионов Европы, однако никаких литературных и гербарных данных о *C. mariscus* в этом регионе до 1995 г. обнаружить не удалось. С 30-х годов XX в. интенсивно изучаются стратиграфия торфяников и история развития растительности Полесья. Накоплен значительный фактический материал об ископаемой пыльце и макроостатках растений в торфяниках Полесья, но никаких упоминаний о *C. mariscus* в этих работах нет. Интересно отметить, что отложения оз. Болотного, к которому приурочена наибольшая в Полесье популяция *C. mariscus*, детально изучены палеоботаническими и радиохронологическими методами, в результате была реконструирована картина изменений растительного покрова на протяжении последних 5700 лет (Безусько и др., 2001). Однако о пыльце *C. mariscus* нет никаких упоминаний. Для сравнения укажем, что в ближайших местообитаниях *C. mariscus*, расположенных вблизи польско-украинской границы в Люблинском воеводстве Польши, пыльца и макроостатки вида присутствуют в небольшом количестве в торфянистых отложениях от гляциала до голоцена (Świeboda, 1968; Marek, 1991).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что *C. mariscus* является новым видом во флоре Полесья. Агентами переноса диаспор (семян) *C. mariscus* на новые территории являются водоплавающие птицы (Вальтер, 1982). Зрелые семена вида

хорошо приспособлены для переноса на крыльях и в желудке водоплавающих птиц (Marek, 1991). Очевидно, семена были перенесены на Волынское Полесье из близлежащих местообитаний *C. mariscus*, расположенных на Волынской и Люблинской возвышенностях. Таким образом, в западноукраинской части ареала процессы деградации местообитаний *C. mariscus* на Волыно-Подольской возвышенности сочетаются с образованием локалитетов в Полесье, для флоры которого этот вид является новым.

Впервые выявленные в Полесье местообитания *C. mariscus* охраняются, так как они находятся на территории Шацкого национального природного парка и двух заказников. Научные обоснования по созданию двух ботанических заказников для охраны *C. mariscus* на Волынской возвышенности переданы в Государственное управление экологии и природных ресурсов Ровенской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андриенко Т. Л. Изменение флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Редкие виды флоры болот УССР // Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Киев, 1982. С. 49—97.

Андриенко Т. Л., Попович С. Ю. Современное состояние и охрана редких сообществ *Cladium mariscus* и *Schoenus ferrugineus* на Украине // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 557—561.

Барбарич А. І. Меч-трава болотна — третинний релікт на південній межі Українського Полісся // Укр. бот. журн. 1962. Т. 19. № 4. С. 71—78.

Баточенко В. М. Пророщування насіння *Cladium mariscus* (L.) Pohl. // Значення та перспективи досліджень для збереження біорізноманітності. Матер. конф. присвяченої 40-річчю функціонування біологічного стаціонару на г. Пожижевська. Львів, 1998. С. 10—11.

Безусько Л. Г., Безусько Т. В., Ковалюх Н. Н. Палеоботанічні та радіохронологічні дослідження озера Болотне (Україна, Волинська область) // Наук. зап. Національного університету Києво-Могилянська Академія, 2001. Т. 19. Біологія та екологія. С. 43—50.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 261 с.

Егорова Т. В. Род меч-трава — *Cladium* Br. // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 128—129.

Зеленая книга Украинской ССР / Ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Киев, 1987. 216 с.

Кагало О. О. Фітосозологічна характеристика болотного масиву у верхів'ї р. Західний Буг // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 1. С. 80—84.

Коротков К. О., Морозов Н. С., Морозова О. В., Алексеев Ю. Е. *Cladium mariscus* (*Cyperaceae*) на Валдае (Новгородская область) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1341—1347.

Кац Н. Я. О *Dulichium spathaceum* Pers. и других термофильных видах последней межледниковой эпохи // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 10. С. 1420—1427.

Кац Н. Я., Кац С. В., Скоблева Е. И. Атлас растительных остатков в торфах. М., 1977. 371 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Природно-заповідний фонд Волинської області / Упорядники: Химин М., Тутейко В., Грицай О., та інші. Держуправління екобезпеки у Волинській області. Луцьк, 1999. 48 с.

Раритетні фітоценози західних областей України / Відповідальні редактори М. А. Голубець, С. М. Стойко. Львів, 1998. 190 с.

Редкие и исчезающие виды растений Белоруссии и Литвы. Минск, 1987. 352 с.

Червена книга на НР България Т. 1. Растения / Отв. ред. В. Велчев. София, 1984. 447 р.

Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонка. Київ, 1996. 608 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств, СПб., 1995. 991 с.

Чырвоная Книга Кніга Республікі Беларусь / Ред. В. И. Парфенов. Минск, 1993. 556 с.

Шморгун Є. Ключ трава. Київ, 1990. 231 с.

Balátová-Tuláčkova E. Das Cladietum marisci // Veröf. Geobot. Inst. eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich, 1991 (Contributions to the knowledge of flora and vegetation of Poland. Proceed. 19 th IPE through Poland). Vol. 1. P. 7—34.

Bertsch K. Geschichte des deutschen Waldes. 4-te Aufl. Jena, 1953. 124 S.

Cervena kniga ohrožených a vzacnych druhū roslin a živočihū ČR a SR. Vyšši rotslini. Bratislava, 1999. 453 s.

Macko S. Roślinność międzyrzecza Styru, Horynia i Słuczy // Odbitka z «Kosmosu», 1948—1952. Ser A. T. 56. N 1—3. S. 17—114.

Marek S. Torfy utworzone przez zespól *Cladium marisci* // Acta Univ. Wratislav. 1991. N 1241. S. 3—23.
Sārkanā grāmata. Retās un iznikstašas dzikniku un augu sugas. Riga, 1985. 527 s.
Świeboda M. Wystepowanie i ochrona kłoci wiechowatej *Cladium mariscus* (L.) Pohl. w Polsce // Ochrona Przyrody, 1968. R. 33. S. 125—137.

SUMMARY

New data on distribution of the populations of rare species of Ukrainian flora *Cladium mariscus* (L.) Pohl. are presented. Particularities of habitats of the species in Volhynian—Podolian Upland and in Polesian Lowland are noted. Degradation of the populations of *Cladium mariscus* in Volynian—Podolian Upland and forming of the new habitats in Polesian Lowland are evidenced. Recommendations for improvemend of the network of protected areas in Ukraine are given.

УДК 582.842.3 : 581.332 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

© О. А. Гаврилова,[1] П. И. Токарев[2]

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ РОДА *RINOREA* И ПОЛОЖЕНИЕ ЕГО В СЕМЕЙСТВЕ *VIOLACEAE*

O. A. GAVRILOVA, P. I. TOKAREV. POLLEN MORPHOLOGY OF THE GENUS *RINOREA* AND ITS POSITION IN THE FAMILY *VIOLACEAE*

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234 45 12
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический факультет
Москва, Воробьевы Горы
Факс (095) 131 39 11
E-mail: cedrus@rambler.ru
Поступила 26.08.2004
Окончательный вариант получен 22.06.2005

При изучении пыльцы 20 видов пантропического рода *Rinorea* (сем. *Violaceae*) из разных регионов земного шара с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов обнаружены 3 апертурных типа пыльцевых зерен: 3—(4)—(5)-поровый, 3-бороздный и 3-бороздно-оровый и 4 типа поверхности экзины: микроперфорированный, микрошипиково-микроперфорированный, складчатый, сетчато-микроперфорированный. На основании вышеуказанных признаков установлено 3 морфологических типа пыльцевых зерен с 6 подтипами. К третьему типу относится пыльца всех исследованных видов из тропиков Африки и Азии, тогда как наибольшее разнообразие в строении пыльцевых зерен встречается у представителей Нового Света (первый, второй и третий типы). Микрошипиково-микроперфорированная поверхность, обнаруженная у пыльцы половины африканских и американских видов, у азиатских видов не встречается. Обсуждается систематическое значение палинологических признаков и положение рода *Rinorea* в сем. *Violaceae*.
Ключевые слова: пыльца, апертуры, экзина, *Rinorea*, *Violaceae*.

Род *Rinorea* Aublet принадлежит к сем. *Violaceae*, широко распространенному по всему земному шару, особенно в тропических и субтропических областях. Семейство содержит 29 родов и 900 видов, из которых более половины относится к роду *Viola* L. Более 3/4 оставшихся видов принадлежит двум другим крупнейшим родам семейства: *Rinorea* и *Hybanthus* Jack. Семейство подразделяется на два подсемейства: *Violoideae* (с двумя трибами *Rinoreeae* Reiche et Taubert и *Violeae* Ging.) и олиготипное *Leonioideae*, содержащее 6 видов (Melchior, 1925; Тахтаджян, 1987). W. Hekking (1988) выделил третье монотипное подсем. *Fusispermoideae*. Род *Rinorea* — самый примитивный в семействе и единственный из его родов, имеющий пантропическое распространение. Он содержит 160 видов, распространенных по

земному шару следующим образом: в тропической Африке — 100 видов, в тропической Америке — 48 видов, в Индии и Юго-Восточной Азии — 12 видов, в Австралийско-Тихоокеанском регионе — 2 вида (Hekking, 1988). Представители рода — деревья, реже кустарники, высотой от 2—15 и до 30 м; встречаются, главным образом, в дождевых тропических лесах, а также в саваннах, на склонах гор, вдоль рек, обитают на различных типах почв, в основном на высоте до 700 м над ур. м., но отдельные виды произрастают на высоте 2000—2500 м.

Морфология пыльцы *Rinorea* практически не исследована. В региональных палинофлорах (Presting et al., 1983; Roubik, Moreno, 1991) или общетеоретических палиноморфологических работах (Pozhidaev, 2000) нами обнаружены сведения о строении пыльцевых зерен лишь 4 видов ринореи. В литературе представлены микрофотографии пыльцевых зерен, полученные с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов, лишь для одного африканского вида *R. arborea* (Presting et al., 1983). Имеются описания и микрофотографии пыльцы двух неотропических видов (с использованием только светового микроскопа) (Roubik, Moreno, 1991). По этим данным, пыльцевые зерна изученных видов мелкие (18—27 × × 22—25 мкм), 3-бороздные, с тонкой экзиной (1.0—1.5 мкм) и гладкой или шероховатой поверхностью.

Целью настоящего исследования является изучение морфологии пыльцы рода *Rinorea* с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов и на основе этого анализ палиноморфологических признаков рода. Для этого поставлены следующие задачи: описать морфологические признаки пыльцы и дать характеристику пыльцевых зерен исследованных видов, а также сопоставить палинологические данные с системой рода для их систематического и филогенетического анализа. Нами изучены пыльцевые зерна 6 видов из тропиков Африки, 10 неотропических видов и 4 видов из Азии.

Материал и методика

В работе использован палинологический материал из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН). Исследованы следующие образцы: *Rinorea anguifera* (Lour) O. Kuntze: Sumatra Tandjong Ning, H. O. Forbes, N 2754, 1880; *R. bornensis* Merr.: N. Borneo, Sandakan, Muin Chai, N SAN31632, 21 X 1962; *R. brevipes* (Benth.) Blake: America; *R. camptoneura* (Raldcofer) Melchior: Brasil, prov. Barro do R. Negro. Brivel, N 1581, 1928; *R. dentata* (P. Bear) Engl.: Kamerun, G. Zenker, N 1020, 1896; *R. guatemalensis* (S. Watson) H. H. Barlett; Honduras, Dep. Santa Barbara, G. Thieme, N 5339, IV 1890; *R. guianensis* Aublet: Brasil, N 1003, X 1832; *R. laevigata* (Sol. et Gingins) Hekking: Brasilia, Schuch; *R. lanceolata* (Wall) O. K.: Sumatra, Masihi Forest Reserve, B. A. Krukoff, N 4169, 10—11, 1932; *R. lindeniana* (Tul.) Kuntze: Brasil, St. of Amazonas, Basin of Rio Solimoes, B. A. Krukoff, N 8067, 26 X 1936; Brasil, Rio Meta, N 163; *R. longicuspus* Engl.: Kamerun, G. Zenker, N 4385, 1912; *R. macrocarpa* (Martius) O. Kuntze: Южная Америка, 1928; *R. paniculata* (Mart.) Kuntze: Brasil, St. of Amazonas, N 8572, 11 IX—26 X 1936; *R. pubiflora* (Benth.) Sprugue: Surinam, E. D. Hohenawrg, N 1144; British Guiana, A. C. Smith, N 3080, 04—22 III 1938; *R. racemosa* (Mart.) Kuntze: Amazonas, Poppig, N 266; *R. sclerocarpa* (Burgersd.) Jacobs: Malay Peninsula, Dr. King's Collector, N 2322, 09.1881; *R. subintegrifolia* (P. B.) Oliv.: Kamerun, G. Zenker, N 1592, 1898; *R. verticullata* Boir: Africa, Comoro-in gel Johanna, N 1696, 06 VIII 1875; *R. vicifolia* (Welw. ex Oliv.) O. Kuntze: Zanzibar, O. King; *R. zimmermannii* Engl.: Africa, N 3403.

Для изучения с помощью светового микроскопа пыльцевые зерна обрабатывались по стандартному ацетолизному методу (Erdtman, 1952).

Исследования на сканирующем электронном микроскопе JSM-35 проводились в кабинете электронной микроскопии Лаборатории палеоботаники БИН РАН.

Дополнительно в работе использовались материалы палинологической иконотеки БИН РАН (музейная коллекция № 553—8-07) (Архангельский, 1982).

Результаты исследования

Форма и размеры пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна исследованных видов рода *Rinorea* радиально-симметричные, главным образом сфероидальные (табл. I, *1*, *3*, *4*, *6*; II, *5*, *7*), реже сплющенно-сфероидальные (табл. I, *7*, *8*; II, *8*) или эллипсоидальные (табл. I, *5*; II, *2*, *4*, *6*), в очертании с полюса — округлые (табл. I, *1*) либо округло-3—4-угольные (табл. I, *2*; II, *1*, *3*), с экватора — округлые или овальные (табл. I, *3*—*8*; II, *2*, *4*, *6*—*8*). Пыльца у изученных видов мелких или средних (13—35 × 14—33 мкм) размеров, причем только у *R. racemosa* в одном образце размеры пыльцевых зерен колеблются от 7 до 26 мкм (табл. I, *1*; II, *5*); у остальных видов они главным образом в пределах 17—22 мкм.

Основные характеристики пыльцы исследованных видов рода *Rinorea* приведены в таблице.

Апертуры. По строению и числу апертур выделены следующие типы пыльцевых зерен:

1) 3—(4)—(5)-поровый (табл. I, *1*; II, *5*); 2) 3-бороздный (табл. II, *2*, *4*); 3) 3-бороздно-оровый (табл. I, *3*—*8*; II, *7*, *8*).

Таким образом, у представителей рода *Rinorea* встречаются пыльцевые зерна как с простыми, так и со сложными апертурами.

Поровый тип пыльцы характерен лишь для одного американского вида (*R. racemosa*). 3, реже 4 или 5 пор расположены равномерно по пыльцевому зерну, на одинаковом расстоянии друг от друга или на месте борозд, характерном для расположения у 3—4—5-бороздных пыльцевых зерен (табл. I, *1*; II, *5*). Форма пор колеблется от округлой или овальной до прямоугольной со слегка закругленными краями, причем все эти разновидности пор могут встречаться в одном пыльцевом зерне. Края пор четкие, мембрана пор гладкая.

Бороздный тип встречается только у американских видов (табл. II, *2*, *4*). Из шести видов с 3-бороздной пыльцой у одного отмечены также 4-бороздные пыльцевые зерна (*R. macrocarpa*). Борозды длинные, края борозд четкие, мембрана борозд гладкая.

Наиболее широко у рода *Rinorea* представлен сложный тип строения апертур пыльцевых зерен. Только он обнаружен у видов из тропиков Африки и Юго-Восточной Азии, а также у 3 видов из тропиков Нового Света. Экзоапертуры (борозды) длинные, края четкие, а мембрана часто мелкобугорчатая. Эндоапертуры (оры) разнообразны по строению и четкости очертания:

— у 4 видов оры неясные, слабо выраженные, края ор расплывчатые;
— у 3 видов оры округлые, края ор слегка выступают за края борозд;
— у 3 видов оры щелевидные, причем встречаются как слабо заметные, слегка выступающие за края борозд, так и четкие, удлиненные по экватору;
— у 2 видов четко очерченные прямоугольные оры, как почти квадратные, так и вытянутые по экватору;

— у одного вида оры широкие, кольцом охватывающие весь экватор (см. таблицу).

Мембрана ор гладкая, либо бугорчатая.

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, однако у трех видов из различных регионов земного шара обнаружены наряду с 3-бороздно-оровыми так же и 4-бороздно-оровые пыльцевые зерна (табл. II, *3*).

Поверхность. У исследованных представителей рода *Rinorea* обнаружены следующие типы поверхности пыльцевых зерен:

1) микроперфорированный (9 видов) (табл. III, *3*, *6*, *8*);
2) микрошипиково-микроперфорированный (9 видов) (табл. III, *1*, *4*, *5*, *7*);
3) сетчато-микроперфорированный (1 вид) (табл. III, *8*);
4) складчатый (1 вид) (табл. III, *2*).

Таким образом, характерными типами поверхности являются микроперфорированный (1-й тип) и микрошипиково-микроперфорированный (2-й тип), 3-й и 4-й тип обнаружен лишь у одного вида каждый и, вероятно, являются диагностической характеристикой пыльцевых зерен указанных видов. 2-й тип поверхности встречается только у африканских и американских видов (см. таблицу).

Микроперфорации во всех случаях менее 0.1 мкм в диам. У видов с микроперфорированной поверхностью рельеф ее главным образом гребневидный (табл. III, *3*, *6*, *9*), с более или менее острыми гребнеподобными выступами микроскопических размеров, перфорации точечные (табл. III, *3*), лишь у *R. zimmermannii* выявлены перфорации округлой или неправильной формы (табл. III, *9*). Многочисленные перфорации часто равномерно расположены по всей поверхности пыльцевого зерна. У *R. lanceolata* и *R. racemosa* обнаружен гладкий рельеф, а у *R. sclerocarpa* — складчатый рельеф поверхности зерен. При этом количество точечных перфораций меньше, они расположены на большем расстоянии друг от друга по поверхности, чем у видов с гребневидным рельефом поверхности.

Рельеф микрошипиково-микроперфорированной поверхности всегда гребневидный. Гребневидные образования между перфорациями более или менее закругленные, главным образом неравномерные, но встречаются и такие, которые образуют четкий рисунок (*R. longicuspus*) (табл. III, *1*). Микрошипики (менее 0.1 мкм в диам.) расположены между перфорациями на гребневидных образованиях равномерно по всей поверхности. Перфорации в большинстве случаев по диаметру равны микрошипикам, но иногда слегка превышают их.

Сетчато-микроперфорированная поверхность характеризуется наличием четко выраженной сетки с ячеями округлой или многоугольной формы 0.5—1.3 мкм в диам. Толщина стенок ячей 0.2—0.3 мкм. Между стенками ячеи располагаются многочисленные микроперфорации менее 0.1 мкм в диам. (табл. III, *8*).

У складчатого типа поверхности среди складок также обнаруживаются редкие микроперфорации около 0.1 мкм в диам. (табл. III, *2*).

Экзина. Экзина пыльцевого зерна у всех исследованных видов тонкая, 1.3—2.2 мкм толщ., тектатная. Эктэкзина столбиковая. Покрывающий, столбиковый и подстилающий слои примерно равны по толщине. Столбики короткие, четкие.

Морфологические типы пыльцевых зерен. На основании строения апертур и поверхности установлены следующие типы и подтипы пыльцевых зерен.

1-й тип — 3—(4)—(5)-поровый с микроперфорированной поверхностью; 2-й тип — 3-бороздный. Подтипы: а) с микроперфорированной поверхностью и б) с микрошипиково-микроперфорированной поверхностью; 3-й тип 3-бороздно-оровый. Подтипы: в) с микроперфорированной поверхностью, г) с микроши-

Признаки строения пыльцевых зерен видов рода *Rinorea*

Виды (регион распространения вида)	Размер пыльцы, мкм	Форма пыльцы	Апертурный тип	Форма ор (пор)	Тип поверхности	Особенности строения поверхности
Rinorea anguifera (Азия)	35/32	Сфероидальная	3—(4)-бороздно-оровый	Неясная, слабо выражена	Микроперфорированный	Гребневидный рельеф поверхности
R. bornensis (Азия)	25/25	»	3-бороздно-оровый	Щелевидная	Складчатый	Среди глубоких складок редкие микроперфорации
R. brevipes (Америка)	26/24	»	»	Неясная, слабо выражена	Микрошипиково-микроперфорированный	Гребневидный рельеф поверхности
R. camptoneura (Америка)	20/16	Эллипсоидальная	3-бороздный	—	Микроперфорированный	То же
R. dentata (Африка)	20/18	Сфероидальная, эллипсоидальная	3-бороздно-оровый	Неясная, слабо выражена	Микрошипиково-микроперфорированный	» »
R. guatemalensis (Америка)	18/20	Сфероидальная, сплющенно-сфероидальная	3-бороздный	—	То же	» »
R. guianensis (Америка)	24/24	Сфероидальная	3-бороздно-оровый	Округлая	» »	» »
R. laevigata (Америка)	23/20	Сфероидальная, эллипсоидальная	3-бороздный	—	» »	» »
R. lanceolata (Азия)	22/23	Сфероидальная	3-бороздно-оровый	Прямоугольная	Микроперфорированный	Гладкая поверхность, перфорации редкие
R. lindeniana (Америка)	17/21	Сфероидальная, сплющенно-сфероидальная	3-бороздный	»	То же	Гребневидный рельеф поверхности, часто расположены перфорации
R. longicuspus (Африка)	18/18	Сфероидальная	3—(4)-бороздно-оровый	Прямоугольная, вытянута по экватору	Микрошипиково-микроперфорированный	Четкий рисунок, размер перфораций больше, чем шипиков

Продолжение таблицы

Виды (регион распространения вида)	Размер пыльцы, мкм	Форма пыльцы	Апертурный тип	Форма ор (пор)	Тип поверхности	Особенности строения поверхности
R. macrocarpa (Америка)	20/18	Сфероидальная, эллипсоидальная	3—(4)-бороздный	—	Микрошипиково-микроперфорированный	Гребневидный рельеф поверхности
R. paniculata (Америка)	22/16	Эллипсоидальная	3-бороздно-оровый	Щелевидная	Сетчато-микроперфорированный	—
R. pubiflora (Америка)	19/18	Сфероидальная	3-бороздный	—	Микроперфорированный	Гребневидный рельеф поверхности
R. racemosa (Америка)	13—26	»	3—(4)—(5)-поровый	Поры округлые, прямоугольные	То же	Гладкий рельеф поверхности
R. sclerocarpa (Азия)	21/19	Эллипсоидальная, сфероидальная	3-бороздно-оровый	Округлая	» »	Складчатый рельеф поверхности
R. subintegrifolia (Африка)	20/18	Сфероидальная, эллипсоидальная	То же	Щелевидная, удлиненная по экватору	Микрошипиково-микроперфорированный	Гребневидный рельеф поверхности
R. verticullata (Африка)	17/18	Сфероидальная	» »	Округлая	»	То же
R. vicifolia (Африка)	18/18	»		Неясная, слабо выражена	Микроперфорированный	» »
R. zimmermannii (Африка)	21/22	Сфероидальная	3-бороздно-оровый	Широкая, вытянута по всему экватору	То же	» »

пиково-микроперфорированной поверхностью, д) с сетчато-микроперфорированной поверхностью и е) со складчатой поверхностью.

1-й и 2-й типы обнаружены лишь у американских видов рода *Rinorea*. 1-й тип характерен для одного вида, 2-й тип — 6-ти видов (подтипы 2а и 2б — для трех видов каждый) (см. таблицу).

3-й тип пыльцы встречается у 13 из 20 изученных видов рода. Из них 6 видов распространены в Африке, 4 — в Азии и 3 — в Америке. 3-й тип (подтип 3в) обнаружен у 3 азиатских и 2 африканских видов, 3г — у 2 американских и 4 азиатских, 3д и 3е — у одного американского и одного азиатского соответственно.

Обсуждение

Rinorea — крупнейший род трибы *Rinoreeae*; 2 других крупных рода семейства — *Viola* и *Hybanthus* — относятся к трибе *Violeae*. Согласно Hekking (1988), триба *Rinoreeae* включает в себя еще 9 небольших родов, состоящих главным образом из 1—5 видов (в одном роде число видов достигает 14), и делится на 4 подтрибы. К подтрибе *Rinoreinae* Melchior, помимо пантропического рода *Rinorea*, также относятся 2 неотропических рода и 2 рода из тропической Африки. По всем этим родам, с систематической точки зрения наиболее близких к роду *Rinorea*, палинологические данные отсутствуют.

Оставшиеся 5 родов трибы *Rinoreeae* распределены в трех подтрибах. По нашим неопубликованным данным, пыльцевые зерна двух представителей неотропической подтрибы *Paypayrolinae* Melchior (из родов *Paypayrola* Aublet и *Amphirrhox* Spreng.) значительно отличаются от исследованных в данной работе: это — двухапертурные пыльцевые зерна. Пыльцевые зерна третьего исследованного вида рода *Amphirrhox* подобны пыльцевым зернам рода *Rinorea* — 3-бороздно-оровые, мелкие, с микроперфорированной поверхностью (Гаврилова, 1999; Gavrilova, 2000). Имеются данные исследований с помощью светового микроскопа пыльцы 3 видов, относящихся к 3 родам австрало-океанических подтриб *Hymenantherinae* (*Melicytis* — Гаврилова, не опубликовано; *Hymenanthera* — Edgeworth, 1877) и *Isodendriinae* (*Isodendrion* — Selling, 1947). Пыльцевые зерна этих видов также мелкие, 3-бороздно-оровые.

Литературные данные по палиноморфологии трибы *Violeae* ограничены результатами исследований пыльцы главным образом с помощью светового микроскопа отдельных представителей двух больших родов: *Hybanthus* (Heusser, 1971; Roubik, Moreno, 1991) и *Viola* (Selling, 1947; Heusser, 1971; Roubik, Moreno, 1991). Пыльцевые зерна древесного (суб)тропического рода *Hybanthus* небольшие, 3-бороздно-оровые. Пыльцевые зерна самого многочисленного в семействе рода *Viola* отличаются наличием 3—4—5, иногда 6 сложных апертур, разнообразием их расположения, при этом часто в одном образце встречаются 3—4—5—6-бороздно-оровые пыльцевые зерна. Поверхность, характерная для рода, микроперфорированная, с многочисленными, часто расположенными микроперфорациями, четким рисунком, часто обнаруживаются дополнительные скульптурные элементы на поверхности экзины (Никитин, 1996). Этот обширный род распространен в основном в умеренной зоне обоих полушарий и представлен преимущественно травянистыми формами.

Из-за недостатка палинологических данных по семейству трудно сделать выводы о родственных отношениях в нем. Однако можно отметить, что наиболее близкие к пыльце рода *Rinorea* типы пыльцевых зерен встречаются у представителей

древесных тропических родов, таких как *Melicytis*, *Hymenanthera*, *Isodendrion* (триба *Rinoreeae*), *Hybanthus* (триба *Violeae*).

У представителей монотипного подсем. *Leonioideae* нами (Гаврилова, неопубликованные данные) обнаружены мелкие, 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна с микрошипиково-микроперфорированной поверхностью.

Hekking (1988) подразделил неотропические виды рода *Rinorea* на две «надгруппы». По первой — «*Apiculata*», — состоящей лишь из 3 видов, палиноморфологические данные отсутствуют. Все исследованные нами неотропические виды относятся ко второй большой «надгруппе *Rinorea*», разделенной на группы IIa, IIb и IIc. Несмотря на то что по палинологическим данным американские виды обнаруживают наибольшее разнообразие палинологических характеристик, какого-либо соответствия с систематическим подразделением рода не замечено. В группе IIa исследованные виды имеют 3-бороздные либо 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна, с микрошипиково-микроперфорированной или сетчато-микроперфорированной поверхностью, все разнообразие типов пыльцы отмечено в группе IIc. Авторы современных систематических обработок сем. *Violaceae* по регионам Азии и Африки (Humbert, 1939; Jacobs, 1967; Taton, 1968; Grey-Wilson, 1981, 1986) не подразделяют род *Rinorea* на группы.

Согласно представлениям ряда авторов (Melchior, 1925; Hekking, 1988), роды семейства фиалковых происходят от гипотетического предка с актиноморфными цветками, причем наиболее близким к этому предку родом, обладающим большинством примитивных особенностей, является род *Leonia*. *Rinorea* располагается в основании системы семейства, но имеет ряд продвинутых структурных характеристик, отделяющих этот род от гипотетического предка. С палинологической точки зрения, наиболее примитивным типом пыльцы у двудольных является 3-бороздный тип. В сем. *Violaceae* он обнаружен у 6 неотропических видов рода *Rinorea*, что подтверждает систематическое расположение рода в основании системы семейства. Продвинутый 3-бороздно-оровый тип пыльцевых зерен, характерный для большинства представителей изученного рода, встречается также у большинства видов различных таксонов фиалковых: от небольшого, наиболее примитивного, выделенного в отдельное подсемейство рода *Leonia*, до обширного, более специализированного, широко распространенного рода *Viola*. Обнаруженный нами у одного неотропического вида ринореи 3-многопоровый тип пыльцы также является продвинутым палинотипом по сравнению с 3-бороздным. Таким образом, род *Rinorea* по признакам строения апертур довольно разнообразен, причем разнообразие обнаруживается именно у неотропических представителей рода. Наряду с примитивным (микроперфорированным), типом поверхности пыльцы, выявленным у пыльцевых зерен половины изученных видов, у представителей рода также встречаются сложные, более специализированные типы поверхности: микрошипиково-микроперфорированный и сетчато-микроперфорированный. Микрошипиково-микроперфорированная поверхность также обнаружена у пыльцы рода *Leonia* и ряда видов рода *Viola* и, вероятно, является характерной для большинства представителей фиалковых. Таким образом, в строении пыльцы различных видов роды обнаружены как наиболее примитивные структурные признаки, так и специализированные структурные элементы (сложные типы строения апертур и поверхности), свойственные различным таксонам сем. *Violaceae*. Наши данные подтверждают положение рода *Rinorea* в основании системы семейства.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49883).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д. Б. Палинологическая иконотека, ее цели и задачи // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 667—671.

Гаврилова О. А. Двухпоровые пыльцевые зерна в семействе *Violaceae* // Тез. докл. IX палинол. конф. М., 1999. С. 61.

Никитин В. В. Род *Viola* L. флоры Восточной Европы и Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1996. 446 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Edgeworth M. P. Pollen. London, 1877. 294 p.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Gavrilova O. A. Diaperturate pollen type in the dicotyledons // Abstr. 10 Int. Pal. Cong. Nanjing. China, 2000. P. 50.

Grey-Wilson C. Notes on African *Violaceae* // Kew Bull. 1981. Vol. 36. N 1. P. 103—107.

Grey-Wilson C. Violaceae // Flora of tropical East Africa. Kew, 1986. 39 p.

Hekking W. H. A. Violaceae. Part 1 — *Rinorea* and *Rinoreocarpus* // Flora Neotropica. Monogr. 46. New York, 1988. 207 p.

Heusser C. J. Pollen and spores of Chile. Modern types of *Pteridophyta*, *Gymnospermae* and *Angiospermae*. Tuczon, 1971. 167 p.

Humbert H. Supplement à la Flore générale de L'Indo-Chine. Paris, 1939. T. 1. Fasc. 2. P. 186—196.

Jacobs M. Flora Malesiana Precursores. 45. Notes on *Rinorea* (*Violaceae*) from Malesia and adjacent regions // Blumea. 1967. Vol. 15. N 1. P. 127—138.

Melchior H. Violaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2. Leipzig—Berlin, 1925. Bd 21. S. 329—377.

Pozhidaev A. E. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperturate geometry // Rew. Palaeob. Palyn. 2000. Vol. 109. P. 235—254.

Presting D., *Straka H.*, *Friedrich B.* Palynologia Madagassica et Mascareuica // Abh. Akad. Wiss und Math. Natur. Kl. tropische und subtropische Pflanzen de Welt. 1983. Bd 44. 93 S.

Roubik D. W., *Moreno J. E.* Pollen and spores of Barro Colorado Islands. Monogr. Syst. Bot. 1991. Vol. 36. 270 p.

Selling O. Studies on Hawaiian pollen statistics. Pt 2. The pollen of the Hawaiian phanerogams. Göteborg. Spec. Publ. Boshop. Mus. 1947. 430 p.

Taton A. Rinorea nouveaux (*Violaceae*) du Congo-Kinshasa // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1968. T. 38. P. 381—391.

SUMMARY

Pollen of 20 species from different regions of pantropical genus *Rinorea* (*Violaceae*) has been investigated with light and scanning electron microscopes. There have been found 3 pollen types: 3—(4)—(5)-porate, 3-colpate, 3-colporate. 3—(4)—(5)-porate and 3-colpate pollen occur only in neotropical *Rinorea* species. Surface exine types are following: microperforate, microechinate-microperforate, rugulate, reticulate-microperforate. Composing aperture and surface types, we establish 3 pollen morphological pollen types with 6 subtypes. African and Asian species have only 1 pollen type, neotropical species demonstrate the most pollen diversity. Microechinate-microperforate surface is a diagnostical feature of *Rinorea* pollen. It has been found in a half of African and American species. Asian species never have microechinate-microperforate pollen. Taxonomic significance of pollen features and a position of the genus *Rinorea* in the family *Violaceae* have been discussed.

УДК 582.942.2 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

© С. В. Овчинникова, О. Д. Никифорова

ЕСТЬ ЛИ *CRYPTANTHA SPICULIFERA* (*BORAGINACEAE*) НА ЧУКОТСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ?

S. V. OVCHINNIKOVA, O. D. NIKIFOROVA.

DOES *CRYPTANTHA SPICULIFERA* (*BORAGINACEAE*) GROW ON THE CHUCKCHEE PENINSULA?

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 15.12.2004
Окончательный вариант получен 19.04.2005

Указание *Cryptantha spiculifera* (Piper) Payson (триба *Eritrichieae* Benth. et Hook.) для Арктической флоры России (Петровский, 1980) основано на ошибке при определении гербарного материала, который принадлежит *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. (триба *Myosotideae* Reichenb.).
Ключевые слова: *Cryptantha*, *Oreocarya*, *Myosotis*, *Boraginaceae*, Чукотский п-ов.

Поводом для данной публикации послужили ошибочные сведения о произрастании *Cryptantha spiculifera* (Piper) Payson на Чукотском п-ове. В «Арктической флоре СССР» В. В. Петровский (1980) привел единственное местонахождение этого вида, ссылаясь на гербарный лист с этикеткой: «Юго-восточная часть Чукотского п-ова, побережье пролива Сенявина, окрестности пос. Янракыннот близ устья р. Марич, 4 км к СЗ, луговина у подножия СЗ склона останцового известнякового холма, 22 VIII 1972, № СГ — 72-01 «Ю», В. В. Разживин, Б. А. Юрцев» (LE). При этом автор считал, что местонахождение *C. spiculifera* является реликтовым и изолированным от ближайшего местонахождения вида в бассейне реки Юкон на Аляске, на границе с Канадой (Hultén, 1974).

Учитывая опубликованные материалы, авторы проекта нового издания Красной книги Российской Федерации (Варлыгина и др., 2000) сочли нужным внести *C. spiculifera* в список видов, рекомендуемых к занесению в Красную книгу РФ.

Исследование гербарных материалов арктических видов из сем. *Boraginaceae*, хранящихся в отделе Сибири и Дальнего Востока Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (г. С.-Петербург, LE), в частности экземпляра, цитируемого В. В. Петровским, показало, что эти растения относятся к *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. (триба *Myosotideae* Reichenb.), полиморфному виду, широко распространенному в арктических тундрах Евразии и Аляски.

Сравнивая морфологические признаки растений, собранных на Чукотке, с *C. spiculifera* и *C. shakletteana* Higgins, Петровский замечает, что чукотские растения несколько отличаются от изображений и описаний видов рода *Cryptantha* Lehm. ex G. Don по интенсивности опушения, форме эремов и рельефу их поверхности. Тем не менее, основываясь на литературных данных по полиморфизму *C. spiculifera*, он отнес их к роду *Cryptantha*.

Род *Cryptantha* s. l. из трибы *Eritrichieae* Benth. et Hook. в понимании A. Cronquist (1984) включает пять секций, которые ранее были описаны как самостоятельные роды: *Cryptantha* Lehm. ex Fisch. et Mey. (incl. sect. *Krynitzkia* (Fisch. et Mey.) Cronq.) с однолетними пустынными видами Южной и Северной Америки, *Oreocarya* Greene с многолетними каудексообразующими горными видами Северной

Америки, *Eremocarya* Greene с двумя пустынными видами из юго-западных штатов США и северо-западных районов Мексики, *Greeneocharis* Guerke et Harms с двумя пустынными видами запада Северной Америки. Учитывая мнение ряда авторов (Guerke, 1893; Brand, 1931; Abrams, 1967), мы признаем самостоятельность этих родов и считаем, что вид *Cryptantha spiculifera* следует называть *Oreocarya spiculifera* Piper.

В общем отделе Гербария БИН нет материалов по *O. spiculifera*, но имеются гербарные материалы близкого вида *O. humilis* (A. Gray) Greene и 7 других видов рода *Oreocarya*, а также 4 видов рода *Cryptantha*: *C. intermedia* (A. Gray) Greene, *C. barbigera* (A. Gray) Greene, *C. decipiens* (M. E. Jones) A. A. Heller, *C. glomeriflora* Greene, изучение которых позволило достоверно выявить признаки родов. Виды *Myosotis asiatica* и *Oreocarya spiculifera* (=*Cryptantha spiculifera*) относятся к разным трибам и отличаются комплексом признаков, которые представлены в таблице. Исследуемый экземпляр *Myosotis asiatica* с Чукотского п-ова, собранный в конце августа, имеет хорошо выполненные плоды. А именно по признакам плода в сем. *Boraginaceae* легко определить принадлежность не только к роду, но и к виду. Материал с Чукотского п-ова имеет плоский карпобазис (с очень коротким столбиком), к которому своим основанием прикрепляются гладкие и блестящие эремы с тонким перикарпием. Площадка прикрепления (ареола) эремов у *M. asiatica* широкоэллиптическая с небольшими кавеями, так же как и у исследуемого экземпляра (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*, *6*). Чашечка в основании на 1/4 сросшаяся, венчик голубой брахиморфный, пыльники с хорошо выраженным придатком. У *Oreocarya spiculifera* карпобазис узко-пирамидальный, причем столбик значительно превышает высоту эремов, рыльце шляпкообразное, а не головчато-дисковидное, как у *Myosotis asiatica* и видов рода *Cryptantha*. Эремы *Oreocarya spiculifera* имеют морщинистую, шероховатую скульптуру поверхности перикарпия, прикрепляются к карпобазису брюшной стороной с помощью щелевидной, в нижней части треугольно-расходящейся площадки прикрепления, так же как и виды рода *Cryptantha* (см. таблицу-вклейку). Чашечка у *Oreocarya spiculifera* несросшаяся, пятираздельная, венчик белый брахиморфный, с длинной трубкой, пыльники эллипсоидальные, без придатка. Чашечка у представителей рода *Cryptantha* только у основания сросшаяся, венчик белый воронковидный, очень мелкий, пыльники яйцевидные, без придатка.

Вид *Oreocarya spiculifera* описан из штата Вашингтон (Sandberg et Leiberg 164, Ritzville, Adams Country, Washington; holotypus at US). Произрастает на сухих каменистых горных склонах в основном в штате Айдахо в бассейне р. Снейк, а также в восточном Орегоне, северо-восточной Калифорнии, северной Неваде до западных районов Монтаны. В бассейне р. Юкон на границе с Канадой находится единственное оторванное от основного ареала местонахождение. Анализ ареалов других представителей рода *Cryptantha* s. l. показывает, что они занимают горные пустынные области Северной и Южной Америки.

Таким образом, морфологические признаки, особенности экологии и ареала показывают, что чукотские экземпляры *Myosotis asiatica* ошибочно определены как *Cryptantha spiculifera*, и поэтому последнюю следует исключить из списка растений Арктической флоры России.

Фотографии выполнены с помощью светового микроскопа (СМ) Axiolab A с видеокамерой и программным обеспечением Axiovision 3.1 в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) СО РАН и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Multiscan 200GS, LEO 420 в Институте гидродинамики (ИГ) СО РАН и JSM-35 в Институте геологии и геофизики (ИГГ) СО РАН.

Признаки некоторых видов родов *Myosotis*, *Oreocarya* и *Cryptantha*

Признаки	Триба *Myosotideae*	Триба *Eritrichieae*	
	Myosotis asiatica (Чукотский п-ов, пос. Янракыннот)	*Oreocarya spiculifera* (по лит. данным: Abrams, 1967; Hulten, 1974; Cronquist, 1984)	*Cryptantha* (*C. glomeriflora*, *C. intermedia*, *C. barbigera*, *C. decipiens*)
Жизненная форма	Мелкодерновинная многолетняя трава	Каудексообразующая многолетняя трава	Однолетние травы
Опушение листьев	Рассеянное из длинных полуприжатых волосков	Густое, серое из длинных прижатых волосков	Рассеянное из длинных и коротких оттопыренных волосков
Соцветие	Дихазий из двух монохазиев	Рацемозно-метельчатое с боковыми осями в виде многочисленных монохазиев	Колосовидное или кистевидное собрание густых боковых монохазиев
Чашечка	На $^1/_4$ основания сросшаяся, 3—4 мм дл., при плодах 5—6 мм, опушена мягкими длинными оттопыренными прямыми и серповидными волосками	Несросшаяся, пятираздельная, 4—5 мм дл., при плодах 6—10 мм, густо опушена прямыми оттопыренными мягкими короткими и жесткими длинными волосками	В основании сросшаяся, выше пятираздельная, более или менее густо опушена прямыми полуприлегающими мягкими короткими и отдельными длинными жесткими оттопыренными волосками
Венчик	Брахиморфный, голубой, с короткой (2—3 мм) трубкой и широким (5—6 мм) отгибом	Брахиморфный, белый, с трубкой 4—6 мм дл. и широким (4—8 мм) отгибом	Воронковидный, белый, 1.5—5 мм дл., с узким (1—4(5) мм) отгибом
Сводики	Двулопастные, 0.3 мм дл.	Ланцетовидные, 0.5 мм дл.	Двулопастные, 0.1—0.2 мм дл. или отсутствуют
Пыльники	С придатком, 0.5 мм дл.	Без придатка, 0.8 мм дл.	Без придатка, 0.5 мм дл.
Карпобазис	Плоский; столбик короткий, скрыт между эремами; рыльце головчато-дисковидное	Узко-пирамидальный; столбик длинный, выступающий над эремами на 1.1—2.7 мм; рыльце шляпковидное	Шиловидный; столбик равен длине эремов или немного превышает их длину; рыльце головчато-дисковидное
Эремы	Яйцевидные, дорсивентрально-сжатые, 1.3—1.5 мм дл., гладкие блестящие, почти черные, со слабо выраженным брюшным килем и широко-эллиптической площадкой прикрепления (ареолой) с короткими боковыми кавеями	Ланцетовидно-яйцевидные, дорсивентрально-сжатые, 2.5—4 мм дл., морщинистые, шероховатые, бугорчатые, зеленоватые, без киля; площадка прикрепления удлиненная, наверху закрытая, внизу открытая	Конусовидные, сжатые с брюшной стороны, 1.7—2 мм дл., гладкие, бугорчатые, светло-коричневые, площадка прикрепления щелевидная, наверху закрытая, в нижней части треугольная, расходящаяся
Местообитания	На луговине у подножия склона останцов в известняковой пойме	На сухих каменистых горных склонах до 2400 м над ур. м.	На сухих открытых склонах, печках, в пустынных сообществах
Экологический тип	Криомезофит	Криоксерофит	Ксерофит

Благодарности

Считаем своим долгом выразить благодарность Р. В. Камелину и Т. Н. Поповой за ценные замечания при подготовке статьи к печати.

Мы признательны А. А. Красникову (ЦСБС), Я. Л. Лукьянову (ИГ) и С. В. Летову (ИГГ) за помощь при работе на СМ и СЭМ.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Варлыгина Т. И., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Список семенных растений для Красной книги Российской Федерации (проект) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 119—128.

Петровский В. В. Род *Cryptantha* Lehm. — Криптанта, Скрытоцветник // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 245—246.

Abrams L. Cryptantha Lehm. ex Fisch. et Mey., *Oreocarya* Greene // Illustrated flora of the Pacific states (Washington, Oregon and California): Stanford, California, 1967. Vol. 3. P. 575—603.

Brand A. Borraginaceae — Cryptantheae // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1931. Bd 4, 252. 236 S.

Cronquist A. Cryptantha Lehm. ex G. Don // Intermountain flora: vascular plants of the Intermountain West, U. S. A. Bronx, New York, USA, 1984. Vol. 4. P. 223—268.

Guerke M. Borraginaceae — Eritrichieae // Engler A., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1893. Teil 4, 3a. S. 106—112.

Hultén E. Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford, California, 1974. P. 777.

SUMMARY

Indication of *Cryptantha spiculifera* (Piper) Payson (tribe *Eritrichieae* Benth. et Hook.) for the Arctic flora of Russia was based on erroneous definition of the herbarium specimen, which belongs to *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg. (tribe *Myosotideae* Reichenb.).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1

© Е. И. Курченко

НОВЫЙ ВИД *AGROSTIS* (*POACEAE*) ИЗ БАШКИРИИ

E. I. KURCHENKO. A NEW SPECIES OF *AGROSTIS* (*POACEAE*) FROM BASHKIRIA REPUBLIC

Московский государственный педагогический университет
E-mail: kurchenko@mtu-net.ru
Поступила 09.03.2004
Окончательный вариант получен 12.01.2005

Приводится новый вид *Agrostis* из секции *Vilfa*, близкий *A. diluta* Kurcz., обнародованный путем возведения в ранг вида *A. breviramea* разновидности *A. salsa* var. *breviramea*.
Ключевые слова: новый вид, *Agrostis*, Башкирия, Россия.

При изучении гербарного материала по роду *Agrostis* L. из Европейской России и Сибири в гербариях России (LE, MW, MHA) мы пришли к выводу о необходимости придания ранга вида *A. breviramea* (Roshev. ex Tzvel.) Kurcz. растению из секции *Vilfa* Adans., описанному Н. Н. Цвелёвым (1976) в ранге разновидности *A. salsa* var. *breviramea* Roshev. ex Tzvel., 1976. Популяции этого растения обычны на засоленных лугах и солонцах Башкортостана, Челябинской и Свердловской областей и Западной Сибири. Они характеризуются небольшими узкими соцветиями (4—6 см дл., 0.8—2.5 см шир.) с короткими боковыми веточками и узкими листьями (5—6 см дл., 1.5—2 мм шир.). На эти растения обратил внимание еще Р. Ю. Рожевиц при обработке злаков для «Флоры Юго-Востока европейской части СССР», определивший их сначала как «*A. alba* L. var. *coarctata* Neilr.» (1926) и «*A. alba* L. var. *coarctata* Blytt» (1931), а позже, в 1948 г., как «*A. breviramea* Roshev.», хотя описания последнего вида он не опубликовал.

Позднее Н. Н. Цвелёв (1976) описал эту полевицу как разновидность *A. salsa* Korsh. var. *breviramea* Roshev. ex Tzvel. с типом «*Bashkiria, in paludosis prope fl. Iremel Minor, 23 VII 1931, Krasheninnikov*» (LE). По нашему мнению, эта разновидность заслуживает ранга вида. Она отличается узкими короткими соцветиями и узкими листьями, имеет обособленный ареал и приурочена к засоленным субстратам. Приводим более полное и уточненное описание этого вида, так как описание разновидности, на которой основан этот вид, дано в очень краткой форме.

Agrostis breviramea (Roshev. ex Tzvel.) Kurcz. comb. et stat. nov. — *A. salsa* var. *breviramea* Roshev. ex Tzvel., 1976, Злаки СССР: 331. Рожевиц 1928, во Фл. Юго-Вост. европ. части СССР: 136, nom. inval.

Planta perennis, laxe caespitosa, innovationibus extravaginalibus. Culmi erecti, 30—35 cm alt., trinodes; laminae foliorum planae, 3—5 cm lg., 1.5—2 mm lt.; ligulae innovatium 1.2 mm lg., ligula culmorum 2 mm lg. Paniculae 4—7 cm lg., 0.7—1 cm lt., lanceolato-ovales, flavidae; ramulis scabridiusculis, nodis 10—12; ramulus infimus maxime

1.5—2.5 cm lg.; internodium infimum 1.5—2 cm lg. Spiculae 1.8—2 (2.2) mm lg.; lemma 1.5 (1.8) mm lg.; palea 0.8—0.9 mm lg.; antherae 0.8—0.9 mm lg.

Typus: «Bashkiria, in paludosis prope fl. Iremel Minor, 23 VII 1931, N. M. Krasheninnikov» (LE).

Affinitas. Specie *A. diluta* Kurcz. affinis est, a qua caulibus 30—35 (non 40—60) cm lg., foliis 3—5 (non 9—12) cm lg., 1.5—2 (non 3—3.5) mm lt., paniculis 4—7 (non 9—14) cm lg., ramulis infimus maxime 1.5—2.5 (non 3—4.5) cm lg., internodiis infimis 1.5—2 (non 2.5—3) cm lg., spiculis 1.8—2.2 (non 2.5—2.8) cm lg. differt.

Habitat in parte orientali Europae et in Sibiria Australis, in pratis paludosis, salsuginosis.

Растение многолетнее, рыхлодерновинное, с вневлагалищным возобновлением побегов. Стебли прямостоячие, 30—35 см выс., с 3 узлами на удлиненной части; пластинки листьев вегетативных и генеративных побегов 3—5 см дл., 1.5—2 мм шир., язычки вегетативных побегов 1.2 мм дл., генеративных — 2 мм дл. Метелки 4—7 см дл., 0.7—1 см шир., ланцетовидно-овальные, желтоватые, с 10—12 узлами. Веточки с редкими шипиками, после цветения прижатые к главной оси; длина наибольшей веточки в нижнем узле 1.5—2.5 см; длина нижнего междоузлия метелки 1.5—2 см дл. Колоски 1.8—2 (2.2) мм дл.; нижняя колосковая чешуя по килю с редкими шипиками; нижняя цветковая чешуя 1.5 (1.8) мм, верхняя — 0.8—0.9 мм дл. Пыльники 0.8—0.9 мм дл.

Тип: «Башкирская АССР, на болотах близ р. Малый Иремель. 23 VII 1931, Н. М. Крашенинников» (LE).

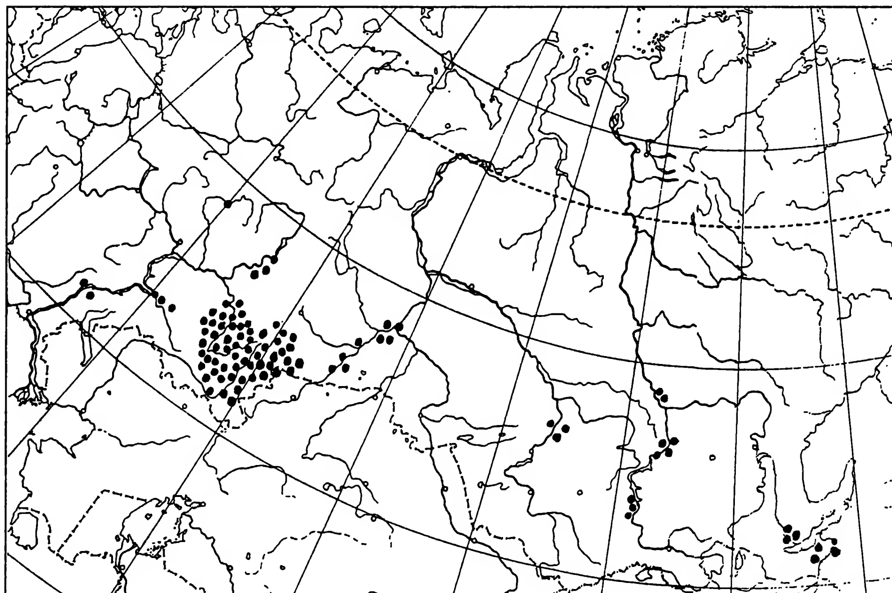
Родство. Вид родства *A. diluta* Kurcz., от которого отличается стеблями 30—35 (а не 40—60) см выс., листьями 3—5 (а не 9—12) см дл., 1.5—2 (а не 3—3.5) мм шир., метелками 4—7 (а не 9—14) см дл., наибольшей веточкой в нижнем узле 1.5—2.5 (а не 3—4.5) см дл., нижним междоузлием 1.5—2 (а не 2.5—3) см дл., колосками 1.8—2.2 (а не 2.5—2.8) см дл.

Распространен в Восточной Европе и Южной Сибири на солонцеватых, заболоченных лугах.

У *A. breviramea* подобно *A. syreistschikowii* P. Smirn. иногда образуются тонкие косоапогеотропные корневища около 2 см дл. Вегетативные побеги полурозеточные, генеративные полурозеточные ди-(трициклические). Предлист 5—7 мм дл., за ним следует чешуевидный лист, затем неполный лист с пластинкой 5—7 мм дл., далее расположены вполне развитые листья. Укороченная часть побега составляет 2—2.5 см дл.; всего на дициклическом генеративном побеге развивается 7—8 листьев.

Восточно-европейско-сибирское растение. Растет на солонцах, засоленных заболоченных лугах в речных долинах. Наиболее характерно для Башкирии, Челябинской и Оренбургской областей. Северо-западнее единично встречается в Пермской, Кировской, Самарской и Саратовской областях, восточнее — в среднем и верхнем течении р. Тобол, в Красноярском крае в среднем течении р. Енисей в окрестностях г. Минусинска и г. Канска, а также в окрестностях озера Байкал (см. рисунок).

Происхождение *A. breviramea* связано с восточно-европейскими популяциями *A. diluta* Kurcz. (Курченко, 2002). Условия континентального климата Южного Предуралья, Самарской, Саратовской и других областей с жарким летом и засоленный субстрат способствуют уменьшению высоты растения (30—35 см выс., а не 40—60 см, как у *A. diluta*), сокращению длины и ширины листовой пластинки (3—5 см дл., 1.5—2 мм шир., а не 9—12 см дл., 3—3.5 мм шир.), а также язычка (1—2 мм, а не 2—3 мм), укорочению веточек соцветия (длина наибольшей веточки в I узле 1.5—2.5 (3) см, а не 3.5—4.5 см) и длины междоузлий соцветия (длина ниж-



Ареал *A. breviramea* Roshev. ex Kurcz.

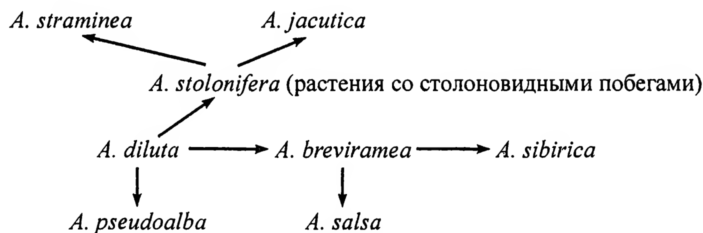
него междоузлия 1.5—2 см, а не 2.5—3 см), а также колосковых и цветковых чешуй (длина нижней колосковой чешуи 1.8—2.0 (2.2) мм, а не 2.5—2.8 мм), длины нижней и верхней цветковых чешуй (длина нижней/верхней цветковых чешуй 1.5—1.8/0.8—0.9 мм, а не 2.0/1.9—2 мм).

Популяции *A. breviramea*, несомненно, явились исходными при формировании *A. salsa* Korsh. — эндемичного вида Южного Предуралья, который известен из 2 местонахождений — близ сел Халилово и Мустафино Оренбургской обл. (Курченко, 1974). Формирование этого вида происходило на солончаках с магниево-сульфатным засолением, которые летом пересыхают и ослепительно блестят на солнце. Экстремальные условия существования привели к становлению плотнодерновинной жизненной формы *A. salsa* с щетиновидными листовыми пластинками 0.3—0.5 мм шир. (а не 1.5—2 мм шир., как у *A. breviramea*), сокращению длины метелок, а также числа узлов в них.

В Сибири ареалы *A. breviramea* и *A. sibirica* V. Petrov граничат друг с другом. В отличие от *A. breviramea* у *A. sibirica* листовые пластинки плоские, 2—5 см дл., 2—3 мм шир., на верхушке коротко заостренные, сизовато-зеленые, с обеих сторон и по краям острошероховатые, жесткие, вверх торчащие. Верхний лист генеративных побегов прижат к стеблю. Этот вид распространен в Средней и Восточной Сибири.

В заключение следует отметить, что *A. diluta*, выделенный нами (Курченко, 2002) из *A. stolonifera* s. l., — широко распространенный и очень полиморфный вид. Ограниченный набор признаков генеративной сферы создает таксономические трудности. Придавая важное значение для таксономии полевиц строению соцветий и вегетативной сфере, а также экологической приуроченности и географическому распространению растений, мы считаем вполне приемлемым признание 3 географически замещающих видов из родства *A. stolonifera* — южного украинского вида *A. pseudoalba* Klok. (принят в диссертации В. И. Радыгиной, 2003: 117), сибирского вида *A. sibirica* и вида *A. breviramea*.

Возможные эволюционные отношения видов родства *A. stolonifera* показаны на следующей схеме:



Благодарности

Работа выполнена при содействии гранта президента РФ «Поддержка ведущих научных школ» (проект № НШ-2125.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Курченко Е. И. Об эндемичном виде флоры СССР *Agrostis salsa* Korsh. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 116—124.

Курченко Е. И. Критические заметки о полевицах группы *Agrostis stolonifera*: новый вид *A. diluta* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 115—121.

Радыгина В. И. Кальцефильная флора Среднерусской и Приволжской возвышенностей и некоторые вопросы ее истории: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 690 с.

Рожевиц Р. Ю. Злаки // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Л., 1928. Вып. 2. С. 76—256.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 787 с.

SUMMARY

As a result of studies of the polymorphism of *Agrostis diluta* Kurcz. (*Poaceae*) in the Herbaria LE, MW, MHA, the new species *A. breviramea* (Roshev. ex Tzvel.) Kurcz. comb. et stat. nov. is described from Bashkiria. The species has clear distinctions in habit, life form, the length of the inflorescence main axis and branches, spikelet length and ecological preferences.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (479 + 477.75)

© Н. Н. Портениер

CARDUUS PYCNOCEPHALUS (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ И КАВКАЗА

N. N. PORTENIER. *CARDUUS PYCNOCEPHALUS* (*ASTERACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF RUSSIA AND OF THE CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: portenier@mail.ru
Поступила 19.10.2005
Окончательный вариант получен 14.11.2005

Сообщается о нахождении в Западном Закавказье нового для флоры Кавказа и России вида *Carduus pycnocephalus* s. str., рассматриваются его распространение и родственные связи. Обсуждаются вопросы произрастания в Крыму близкого, ранее не приводившегося для этого региона вида *Carduus acicularis* и других видов секции *Homalolepidoti*.
Ключевые слова: *Carduus*, Западное Закавказье, Крым.

В ходе полевых исследований в Западном Закавказье, проводимых Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова РАН в рамках работ по созданию «Конспекта флоры Кавказа», обнаружено местонахождение вида *Carduus pycnocephalus* L. s. str.: «Краснодарский край, Лазаревский р-н города Сочи, окрестности поселка Головинка, пойма реки Шахе, открытые места, alt. ca. 10 m. s. m., 14 VI 2004, № 631, Д. В. Гельтман, Н. Н. Портениер» (LE), который является новым для флоры Кавказа и в целом для России. Данное местообитание выглядит вполне естественным и можно предположить, что в нашем регионе *C. pycnocephalus* является реликтом послеледникового оптимума голоцена, когда средиземноморские и степные виды проникали вдоль черноморского побережья на территорию, ныне занятую мезофитной эвксинской флорой, но, с другой стороны, близость крупного населенного пункта не исключает появления здесь этого вида в результате заноса.

C. pycnocephalus[1] наиболее близок к западноевропейскому виду *C. tenuiflorus* Curt. (*C. pycnocephalus* var. *tenuiflorus* (Curt.) Fiori), встречающемуся в западной части Балканского п-ова и западнее, а из видов, обитающих на Кавказе, очень близок к довольно широко распространенному здесь восточносубсредиземноморскому (или ирано-туранскому?) *C. albidus* M. Bieb. (*C. arabicus* var. *albidus* (M. Bieb.) Grossh., *C. pycnocephalus* subsp. *albidus* (M. Bieb.) Kazmi), ближайшие местонахождения которого известны в Северо-Западном Закавказье (окрестности Анапы, Новороссийска и Кабардинки). *C. pycnocephalus* отличается от *C. albidus* бóльшими размерами корзинок, а соответственно более длинными листочками обертки

---

[1] В данной статье *C. pycnocephalus* L. (1763, Sp. Pl., ed. 2: 1151) принимается в узком понимании, соответствующем по объему типовому подвиду некоторых других специалистов, сокращение «s. str.» здесь и далее опущено.

и венчиками, а также формой листочков обертки и размерами колючек на листьях и стеблях. У *C. pycnocephalus* обертка около 20 (18—22) мм дл., венчик около 15 (13—16) мм дл., а у *C. albidus* обертка около 15 (12—16) мм дл., а венчик около 12 (11—13) мм дл. Средние листочки обертки у *C. pycnocephalus* более длинно оттянуты и назад саблевидно или дуговидно отогнуты, рассеянно или более или менее густо опушенные, у *C. albidus* средние листочки обертки менее длинно оттянуты, прямые, прижатые или слегка отклоненные и тогда косо вверх торчащие, обычно густо опушенные. Самые крупные колючки листьев и стеблей у нормально развитых особей *C. pycnocephalus* обычно не менее 10 мм дл., тогда как у *C. albidus* они не более 5 мм дл. Растения *C. pycnocephalus* в среднем значительно крупнее, часто до 120 см выс., тогда как растения *C. albidus* обычно не превышают 60 см выс.

Найденное нами местообитание *C. pycnocephalus* является крайней северо-восточной точкой распространения этого преимущественно средиземноморского вида, ближайшие места произрастания которого находятся в Крыму и Аджарии. Взгляды специалистов на восточные границы распространения *C. pycnocephalus* весьма противоречивы. S. M. A. Kazmi (1964), автор ревизии рода *Carduus* L., считает, что *C. pycnocephalus* subsp. *pycnocephalus* довольно широко распространен в Юго-Западной Азии, встречается не только в Ираке и Иране, но и в Афганистане, Пакистане и Средней Азии. Аналогичной точки зрения придерживается и K. H. Rechinger (1979) во «Flora Iranica», приводя данный подвид для Ирака, Персии, Туркмении и Афганистана. P. H. Davis (1975) во «Flora of Turkey...» высказывает сомнения по поводу правильности взглядов Kazmi на столь широкое распространение типового подвида в Азии и приводит для территории Турции всего несколько местонахождений: одно в европейской части страны, в окрестностях Стамбула, и несколько в присредиземноморских юго-западных и южных районах азиатской части Турции, а за ее пределами в Азии указывает только для Ливана. Точка зрения Davis (1975) на восточные границы распространения *C. pycnocephalus* представляется более правильной, вид в восточной части своего ареала демонстрирует явную приуроченность к Средиземноморской флористической области, а восточнее замещается близкими расами. Замечу, что сам Davis (1975) относил *C. pycnocephalus* subsp. *pycnocephalus*, хотя и со знаком вопроса, к западносредиземноморскому географическому элементу.

Следует отметить, что на карте распространения *C. pycnocephalus* subsp. *pycnocephalus*, приводимой Kazmi (1964: 532), имеются 2 точки на территории Кавказа: одна в окрестностях Баку, другая приблизительно в районе Тбилиси, но никем более этот вид ни для этих районов, ни для Кавказа в целом не приводился, и гербарные материалы, которые могли бы послужить основой для таких указаний, мне не известны.

Для Западного Закавказья виды секции *Homalolepidoti* W. D. J. Koch, к которой принадлежит и *C. pycnocephalus*, не характерны. Из данного региона мне до сих пор было известно всего 3 гербарных образца представителей этой секции, причем 2 из них собраны в XIX в. Первый образец «Imeretia, D. Koch» (LE!) в виде одной явно недоразвитой особи мною ранее был отнесен со знаком вопроса к *C. albidus*; точно идентифицировать его пока не представляется возможным, не исключено, что он принадлежит или к *C. pycnocephalus*, или к атропатенскому *C. nervosus* C. Koch, или к одной из переходных форм. Следует отметить, что только этот образец послужил основой указания *C. albidus* для Рионо-Квирильского р-на[2] Западного Закав-

[2] Имеются в виду флористические районы Кавказа, согласно районированию, разработанному А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

казья (Портениер, 1997). Второй образец «Imeretia, Bayern» (LE!) в виде слабо развитой особи принадлежит к *C. cinereus* M. Bieb. (*C. pycnocephalus* var. *cinereus* (M. Bieb.) Boiss., *C. arabicus* subsp. *cinereus* (M. Bieb.) Kazmi, *C. pycnocephalus* subsp. *cinereus* (M. Bieb.) Davis) или к его форме, переходной к *C. albidus*. Это также единственный известный мне образец *C. cinereus* из Рионо-Квирильского р-на. Особо следует отметить гербарный сбор из Аджарии: «Хелвачаурский р-н, нижнее течение реки Мачахелы, 9 VI 1992, А. П. Хохряков» (МНА!). Этот до сих пор никем не определенный образец, вероятно, принадлежит форме, переходной между *C. pycnocephalus* и *C. albidus*, но по совокупности признаков он все же несколько ближе к *C. pycnocephalus*, чем к *C. albidus*. Ранее ни один вид секции *Homalolepidoti* для Аджарии не приводился.

Ближайшими к Кавказу являются местонахождения *C. pycnocephalus* в Крыму. Причем вопрос о произрастании этого вида в Крыму решается разными авторами по-разному. М. В. Клоковым (1962), С. Г. Тамамшян (1963) и Kazmi (1964) для Крыма он не указывался. Затем Тамамшян (1969) во «Флоре Крыма» сообщает о его нахождении, но, несмотря на это, в некоторых последующих изданиях (Определитель..., 1972; Катина, 1987, и др.) этот вид для Крыма не приводится. Не указывал *C. pycnocephalus* для Крыма и Davis (1975). Во «Flora Europaea» авторы обработки рода J. do A. Franco, M. L. R. Afonso (1976) полагали, что на территории бывшего СССР встречается только *C. pycnocephalus* subsp. *albidus*; типовой подвид ими не указывался. Все эти противоречия обусловлены не только путаницей в номенклатуре, но и тем, что систематика, хотя и немногочисленной, но довольно сложной секции *Homalolepidoti*, не может считаться хорошо разработанной, виды этой секции очень близки между собой и границы между ними остаются пока весьма субъективными, а в Крыму на относительно небольшой территории перекрываются ареалы 3 очень близких видов секции. Кроме того, немаловажным фактором является отсутствие качественных гербарных сборов видов секции из многих частей их ареалов. Не вдаваясь в детали, отмечу, что более правильной представляется точка зрения С. С. Станкова, В. И. Талиева (1949, 1957), Тамамшян (1969), Д. В. Гельтмана (1994) и других специалистов, которые считают, что в Крыму встречается *C. pycnocephalus* именно в узком понимании. Судя по имеющимся в БИН (LE), хотя весьма скудным и низкого качества, гербарным материалам *C. pycnocephalus* (*C. arabicus* auct. fl. Tauria non Jacq. ex Murr., p. p., *C. albidus* auct. fl. Tauria non M. Bieb., p. p.) из Крыма, этот вид там довольно редок и представлен в основном не типичной формой, а переходной к обычному там *C. albidus* (*C. arabicus* auct. fl. Tauria non Jacq. ex Murr., p. p., *C. cinereus* auct. fl. Tauria non M. Bieb., p. p.). В то же время, как ранее уже отмечалось (Портениер, 1995, 1997), приводимый многими авторами для флоры Крыма *C. arabicus* Jacq. ex Murr.[3] (*C. pycnocephalus* subsp. *arabicus* (Jacq. ex Murr.) Nyman) там отсутствует; этот вид достоверно известен из Восточного Закавказья, приводится для Южного Закавказья (Аревшатян, 1995), присредиземноморских районов Европы и Турции (Davis, 1975; Franco, Afonso, 1976), а также для Ирана, Ирака, Туркмении и Афганистана (Rechinger, 1979). Имеющиеся в БИН гербарные сборы из Крыма, определявшиеся ранее разными авторами как *C. arabicus*, относятся в основном к *C. albidus*, а небольшая

---

[3] Согласно Davis (1975) и Franco, Afonso (1976), приоритетным названием для этого вида является *C. australis* L. fil. В данной статье во избежание внесения дополнительной путаницы считаю возможным не использовать это название, которое никогда не применялось для растений с территории бывшего СССР. В задачи статьи не входит таксономическая ревизия этой группы видов, типовой материал многих из них мною не изучался, но не исключено, что южно-европейские и азиатские популяции следует рассматривать в качестве самостоятельных видов.

часть их — к *C. pycnocephalus*. Скорее всего, отсутствует в Крыму и приводимый многими авторами близкий ирано-туранский вид *C. cinereus*. По крайней мере с территории северо-западнее Терского хр. (Северный Кавказ) мне не известны гербарные сборы, которые можно было бы достоверно отнести к этому виду. Гербарные материалы из Крыма, определявшиеся ранее разными авторами как *C. cinereus*, относятся в основном к *C. albidus*. Кроме того следует отметить, что есть несколько гербарных образцов из Крыма, разными специалистами определявшихся как *C. cinereus*, *C. albidus* и *C. pycnocephalus*, но, вероятно, относящихся к средиземноморскому виду *C. acicularis* Bertol. (1829, Ann. Stor. Nat. (Bologna) Ser. 1, 1 : 274) (*C. pycnocephalus* var. *acicularis* (Bert.) Weiss): 1) «*Carduus albidus* var. *longipedunculatus*. Tauria meridionalis, 1816, [M. Bieberstein]» (LE!). На этом гербарном листе имеется вторая этикетка и смонтированы фрагменты, принадлежащие *C. albidus*. Вероятно, именно к ним, а не к образцу, который следует отнести к *C. acicularis*, относится эта вторая этикетка: «*Carduus albidus*. Ex Tauria merid. 1810, [M. Bieberstein]» (LE!); 2) «Tauria, Compère. Acc. a D. Prescott 1832. Hb. Meyer» (LE!); 3) «Крым, Балаклава, 20 VI 1893, О. А. Федченко, Б. А. Федченко» (LE!); 4) «In incultis, Ялта, 10 V (23 V) 1902 [К. Л. Гольде]» (LE!); 5) «Крым, Гурзуф, над Суук-Су, массовый вид, 4 VI 1947 [подпись коллектора неразборчива]» (MW!). В связи с этим интересно также отметить, что имеется 1 образец *C. albidus* из Северо-Западного Закавказья: «Абрау-Дюрсо в Ефимовой Щели..., 25 V 1911, № 426, И. В. Палибин, Н. И. Воробьев» (LE!), листочки обертки у которого довольно длинно и тонко оттянуты и тем самым они несколько напоминают по форме листочки обертки *C. acicularis*.

C. acicularis известен из причерноморских районов Турции и Болгарии, но ни для Крыма, ни для Кавказа никогда не приводился. На отличительные особенности крымских растений, которые, вероятно, следует отнести к *C. acicularis*, обратил внимание еще M. Bieberstein, определяя гербарный образец как *C. albidus* var. *longipedunculatus* (in herb.), подметив тем самым один из характерных признаков *C. acicularis*, вида, которого он не мог знать, так как тот был описан позже, в 1829 г., из Италии. Одним из основных отличительных признаков *C. acicularis* является то, что у него средние листочки обертки, прилегающие к самым внутренним листочкам, значительно, на 1—4 мм, превышают их, тогда как у других видов секции, по крайней мере у тех, которые обитают на Кавказе и в Крыму, средние листочки обертки всегда короче внутренних, реже равны им. Из других характерных признаков *C. acicularis* следует отметить, что листочки обертки, кроме внутренних, из более широкого основания довольно резко оттянуты в длинное (8—10 мм дл. у средних листочков), тонкое прямое шиловидное окончание, на верхушке постепенно переходящее в колючку; корзинки на длинных бескрылых цветоносах обычно одиночные, иногда ниже основной корзинки имеются еще 1—3 сидячие, большей частью недоразвитые корзинки, либо нормально развитая корзинка, но на более или менее длинной ножке. Крымские растения практически не отличимы от растений *C. acicularis* из Греции, с которыми я имел возможность их сравнить; из отличий можно отметить, что растения из Крыма, судя по гербарным образцам, несколько мельче, и их корзинки также в большинстве случаев немного мельче за счет меньшего количества листочков обертки и цветков.

Не исключено, что в Крыму встречаются растения, представляющие собой крайние варианты изменчивости *C. albidus* или *C. pycnocephalus* либо являющиеся производными гибридизации этих видов. В пользу гибридизации говорит то, что судя по имеющимся гербарным материалам, по крайней мере в некоторых случаях, растения, относимые к *C. acicularis*, обитают совместно в одном районе, либо

с *C. albidus*, либо с *C. pycnocephalus*, а может быть и все вместе. Для решения вопроса о произрастании *C. acicularis* и других видов секции *Homalolepidoti* в Крыму и на Кавказе необходимы дальнейшие исследования изменчивости видов в разных частях ареалов, выявление более объективных границ между ними, качественные гербарные материалы и тщательная таксономическая ревизия видов секции на основе обобщения всех имеющихся и вновь полученных материалов.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность Т. В. Егоровой, Т. Н. Поповой и Д. В. Гельтману за просмотр рукописи и ценные замечания. Кроме того, я очень признателен Н. Н. Цвелёву и А. Н. Сенникову за консультации по различным вопросам, возникавшим в процессе работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аревшатян И. Г. Род *Carduus* L. // Флора Армении. Czech Republic, 1995. Т. 9. С. 277—286.

Гельтман Д. В. Род Чертополох — *Carduus* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 229—234.

Катина З. Ф. Род Чертополох (Будяк) — *Carduus* L. // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 349—350.

Клоков М. В. Рід Будяк — *Carduus* L. // Флора УРСР. Київ, 1962. Т. 11. С. 494—520.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Определитель высших растений Крыма / Под общ. ред. Н. И. Рубцова. Л., 1972. 551 с.

Портениер Н. Н. Предварительные итоги изучения видов секции *Homalolepidoti* Koch рода *Carduus* L. (*Asteraceae*) флоры Крыма, Кавказа и Средней Азии // Тр. V молодежн. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 1995. С. 30—32.

Портениер Н. Н. Обзор видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 2. Секция *Homalolepidoti* и ключ для определения видов // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 143—150.

Станков С. С., *Талиев В. И.* Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1151 с.

Станков С. С., *Талиев В. И.* Определитель высших растений европейской части СССР. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 1957. 741 с.

Тамамшян С. Г. Род Чертополох — *Carduus* L. emend. Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 4—39.

Тамамшян С. Г. *Carduus* L. Чертополох // Вульф Е. В. Флора Крыма. Ялта, 1969. Т. 3. Вып. 3. С. 246—252.

Davis P. H. *Carduus* L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 420—438.

Franco J. do A., *Afonso M. L. R.* *Carduus* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 220—232.

Kazmi S. M. A. Revision der Gattung *Carduus* (*Compositae*). Teil 2 // Mitt. Bot. Staatssamm. München, 1964. Bd 5. S. 279—550.

Rechinger K. H. *Carduus* L. // Flora Iranica. Graz, 1979. Lfg. 139a. S. 218—230.

SUMMARY

The records of a new species for the Russian flora *Carduus pycnocephalus* s. str. in the Western Transcaucasia are reported, the species distribution and relationships are discussed. The questions of the occurrence of *Carduus acicularis* and other species of the section *Homalolepidoti* in the Crimea are broached.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 069.51 : 582.998

© Вал. Н. Тихомиров

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ РОДА *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*), ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ ЛЬВОВСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА (LW). II

Val. N. TIKHOMIROV. TYPE SPECIMENS OF THE *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) TAXA KEPT IN THE HERBARIUM OF THE LVIV NATIONAL UNIVERSITY (LW). II

Белорусский государственный университет
Минск
E-mail: Tikhomvn@bsu.by; Tikhomirov_V_N@list.ru
Поступила 16.05.2005

В статье представлена вторая часть списка типовых образцов рода *Pilosella*, хранящихся в LW. Приводится 19 названий таксонов в ранге вида, действительно обнародованных Б. Блоцким, для 14 из них проведена лектотипификация. Выявлены 13 таксонов, валидизированных другими авторами либо описанных с использованием материалов Блоцкого, из которых 3 лектотипифицированы. Для 14 названий, которые использовались Блоцким в статьях, не было обнаружено валидизирующего описания. Сделана 1 новая комбинация — *Pilosella gypsicola* (Błocki) Valery Tikhomirov [*P. praealta* × *P. onegensis* × *P. vaillantii*].
Ключевые слова: систематика, *Pilosella*, *Asteraceae*.

В данной статье мы продолжаем публикацию информации о типовых материалах по роду *Pilosella* Hill, хранящихся в Гербарии Львовского национального университета им. И. Франко (LW). Ранее нами уже сообщалось о типовых образцах таксонов рода *Pilosella*, описанных А. Реманом и имеющих валидную комбинацию в ранге вида (Тихомиров, 2002). В данной статье мы рассматриваем таксоны, описанные Б. Блоцким или же только намеченные им к описанию и в дальнейшем валидизированные другими авторами.

Бронислав Блоцкий (Bronislaw Błocki, 1857—1919) — известный польско-украинский ботаник, долгое время работавший в Львовском университете. Он являлся великолепным знатоком флоры Галиции (области, расположенной на западе нынешней Украины с центром во Львове) и, кроме того, специально изучал целый ряд сложных в систематическом отношении групп высших растений. Так, им было описано большое количество видов и гибридов в таких родах, как *Pilosella* (ранее большинством ботаников, в том числе и Блоцким, рассматриваемого как *Hieracium* L. subg. *Pilosella*), *Potentilla*, *Rosa*, *Salvia*, *Salix*, *Galium* и др. Как показало изучение работ Б. Блоцкого, касающихся рода *Pilosella*, лишь небольшое число таксонов им было описано в отдельных статьях, большинство же — в мелких флористических заметках и даже в письмах (раздел Correspondenz в Österreichishe Botanische Zeitschrift). Кроме того, Блоцкий в своих работах очень часто использовал новые названия, но не приводил морфологические описания, либо давал их лишь спустя несколько лет. Многие подобные таксоны в дальнейшем были описаны другими ботаниками, в первую очередь К. Г. Цаном. Как показал анализ данных литературы

и материалов Блоцкого, по-видимому, изучения аутентичного материала по данным таксонам никем не проводилось, хотя подавляющее большинство таксонов, описанных Блоцким, упоминается в монографической обработке К. Г. Цана (Zahn, 1921—1923) и обработках данной группы во флоре Польши (Szafer, Kulczyński, Pawłowski, 1924; Jasiewicz, 1980) и Восточной Европы (Юксип, 1960; Шляков, 1989).

В ходе работы нами было выявлено 19 названий таксонов в ранге вида, действительно обнародованных Блоцким (в том числе и омонимы). Для 14 из них был выявлен аутентичный материал и проведена лектотипификация. Выявлено также 12 таксонов, для которых либо Блоцким не было дано морфологического описания, но которые в дальнейшем были валидизированы другими авторами, либо были описаны с использованием материалов Блоцкого. Лишь для 3 таксонов данной группы нами проведена лектотипификация. Для 14 названий, которые использовались самим Блоцким в его статьях, нами не было обнаружено валидизирующего описания.

Сведения о таксоне даются в следующем порядке: латинское название растения; автор таксона и первоисточник; упоминания данного таксона в ботанической литературе; категория типа; текст гербарной этикетки; данные протолога о распространении, если текст гербарной этикетки не полностью соответствует протологу; число гербарных листов, если это изотипы или синтипы.

Вначале нами приводятся таксоны, действительно обнародованные Блоцким, затем таксоны, валидизированные другими авторами. В конце приводится список названий, для которых нами не было обнаружено валидизирующего описания. Данные названия нами не валидизируются и не принимаются в качестве названий, рекомендуемых для употребления.

Во всех случаях после лектотипификации в квадратных скобках после знака равенства приводится современное название таксона, к которому мы относим данный таксон, или гибридная комбинация, если изучаемый таксон, по нашему мнению, имеет гибридное происхождение. Стоит отметить, что, с одной стороны, подавляющее большинство рассматриваемых нами таксонов не имеет комбинации в роде *Pilosella*, хотя все они относятся к данному роду, а с другой — почти все они (за одним исключением) нами трактуются как синонимы ранее описанных видов.

Названия, действительно обнародованные Б. Блоцким

1. *Hieracium andrzejowskii* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 153; Wołoszczak, 1888, Spraw. Kom. Fizyogr. Krakow. 22 : 203; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 680. — *H. cymosum* auct. non L.: Jasiew., 1980, in Fl. Polska, 14 : 302, quoad syn. *H. andrzejowskii* Błocki. — *H. cymosum* L. subsp. *cymigerum* auct. non (Reichenb.) Naeg. et Peter: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1320, quoad syn. *Hieracium andrzejowskii* Błocki ex Woł. — *Pilosella vaillantii* auct. non (Tausch) Soják: Schljak. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 347, quoad syn. *H. andrzejowskii* Błocki et Wołoszcz.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc. loco.). «In pratis montanis, Maxymec prope Hryniavam, Bukovina. 1887. D. Wołoszczak» (LW!). [В качестве типа нами выбрано растение *Pilosella onegensis* Norrl. × *P. vaillantii* (Tausch) Soják; кроме этого, на данном гербарном листе находится еще одно растение такой же гибридной комбинации и одно растение *P. onegensis* × *P. lactucella* (Dumort.) P. D. Sell et C. West].

Протолог: «Auf sonnigen Grastriften zwischen Bodnarówka und Zubrza bei Lemberg zahlreich. Dr. Wołoszczak sammelte dieselbe Pflanze in der unteren Region der Kołomyjaer Karpatien».

2. *H. ciliatum* Błocki, 1887, Österr. Bot. Zeitschr., 37 : 227, non Willd., 1803, nec Vukot. 1869, nec Almq. 1871; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 682. — *H. pratense* Tausch subsp. *colliniforme* auct. non Naeg. et Peter: Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1270, quoad syn. *H. ciliatum* Błocki. — *Pilosella* × *polymastix* auct. non (Peter) Holub: Schljak. 1989, во Фл. европ. части СССР. 8 : 363, quoad syn. *H. ciliatum* Błocki.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Kleparow ki Lwowa. N 1922. Błocki» (LW!). [=*P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. praealta* (*P.* × *lobarzewskii* (Rehm.) Soják)].

В [LWS] имеется синтип.

Протолог: «Auf Holzschlägen und trockenen Wiessen in der ganzen Umgegend von Lemberg nich selten. Bisher von mir beobachtet in Holosko, Kleparów, Lesienice und Zubrza».

3. *H. dzieduszyckii* Błocki, 1883, Österr. Bot. Zeitschr., 33 : 273.

Тип: не обозначен.

Протолог: «Sinków».

4. *H. excellens* Błocki, 1906, in Ostenf. Bot. Tidskr. 27, 3 : 238, t. 1, f. 1, 2. — *H. tauschii* Zahn subsp. *subexcellens* Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1501. — *H. subexcellens* (Zahn) Juxip, 1960, во Фл. СССР, 30 : 513, comb. invalid., provis. — *Pilosella* × *densiflora* auct. non (Tausch) Soják: Schljak., 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 361, quoad syn, *H. excellens* Błocki.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Rasztowce pr. Skałat (Galiciae orientalis) — in silvis caeduis, solo calcareo» (LW!). [=*P. praealta* × *P. vaillantii*]. Имеется 1 изолектотип и 1 синтип.

Протолог: «Rasztowce pr. Skałat (Galiciae orientalis) — in silvis caeduis, solo calcareo; in horto botanico Hauniensi ab anno 1889 culta».

5. *H. fragillimum* Błocki, 1896, Allgem. Bot. Zeitschr., 2 : 175; id., 1895, Deutsche Bot. Monatschrift, 13 : 134, nom. nud. — *H. tauschii* Zahn subsp. *euumbelliferum* auct. non Zahn: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1506, quoad syn. *H. fragillimum* Błocki.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Kleparow pr. Leopolim (Galiciae) — in collibus graminosis ad viam ferream. 17.6.1890. Br. Błocki» (LW!). [=*P. onegensis* × *P. praealta* × *P. vaillantii*].

Протолог: «An Waldrändern und grassigen Lehnen in Kleparów, Brzuchowice und Solonka bei Lemberg, zahlreich».

6. *H. galiciense* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 71; id., 1885, Österr. Bot. Zeitschr., 35 : 291, nom. nud.; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 683. — *Pilosella galiciensis* (Błocki) Schljak., 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 332. — *H. florentinum* All. subsp. *canipedunculum* auct. non Naeg. et Peter: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1407, quoad syn. *H. galiciense* Błocki. — *H. arvicola* Naeg. et Peter subsp. *molendianum* Naeg. et Peter: Zahn, 1923, l. c.: 1478, quoad syn. *H. galiciense* Błocki.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Winniki (bei Lemberg in Galizien) auf Holzochlägen — Auch in Pieniaki und Kleparow. 1884. Błocki» (LE!). [=*P. onegensis* × *P. praealta*].

Протолог: «von Winniki, Pasieki, Kleparow, Podmanasterz und Pieniaki».

7. *H. gypsicola* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 296; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 681.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Okno pr. Grymałów in collibus graminosis. 1885. Br. Błocki» (LW!). Имеется 1 изолектотип.

Протолог: «Auf grasigen, sonnigen Gypstriften in Okno und Ostapie im ostgalizischen Miodoboryer Hügelzuge nicht selten».

Типовой материал данного вида представляет собой тройной гибрид, сочетающий признаки *Pilosella praealta*, *P. onegensis* и *P. vaillantii*. Ранее нами (Тихомиров, 2000) для подобных растений было использовано название *Pilosella ciesielskii* (Błocki) Valery Tikhomirov, которое, к сожалению, оказалось незаконным (см. ниже). Поэтому для обозначения подобных гибридов мы предлагаем название ***Pilosella gypsicola* (Błocki) Valery Tikhomirov comb. nova** (bas.: *Hieracium gypsicola* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 296).

8. *H. kerneri* Błocki, 1883, Österr. Bot. Zeitschr., 33 : 306.

Тип: не обозначен.

Протолог: «Vor einigen Tagen hebe ich in Hołosko am Damme der Waldstrasse, welche nach Brzuchowice, führt, einen neuen Bastart *H. glomerato* × *pratense* (H. Kerneri m.) entdeckt».

9. *H. kleparovense* Błocki, 1897, Allgem. Bot. Zeitschr., 3 : 62; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 682.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Kleparów pr. Leopolim (Galiciae) in collibus graminosis ad viam ferream. 10.6.1890. Br. Błocki. (species optima!)» (LW!). [=*P. onegensis* × *P. praealta*]. Имеется 2 изолектотипа.

Протолог: «Auf trockenen Grastriften in Kleparów bei Lemberg, sehr gemein».

10. *H. knappii* Błocki, 1883, Österr. Bot. Zeitschr., 33 : 176.

Тип: не обозначен.

Протолог: «Auf Waldwiesen zwischen Eltern in Podmanasterz und Winniki, besonders am letzten Standorte ziemlich zahlreich».

11. *H. knappii* Błocki, 1897, Allgem. Bot. Zeitschr., 3 : 45, nom. illeg., non *H. knappii* Błocki, 1883. — *Pilosella knappii* (Błocki) Schljak, 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 332, nom. inval.

Впервые название *Hieracium knappii* было употреблено Блоцким в 1883 г. для обозначения гибрида «*H. praealto* × *pratense*» со ссылкой на более раннюю работу, где было сделано морфологическое описание этого гибрида. В 1897 г. это же название им было употреблено еще раз как sp. nova для абсолютно других образцов.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Kleparów pr. Leopolim (Galiciae) in collibus ad viam ferream. 17 VI 1891. Br. Błocki» (LW!). [=*Pilosella praealta* (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip.]

Протолог: «Auf trockenen Grastriften in Kleparów bei Lemberg, zahlreich».

12. *H. leopoliense* Błocki, 1897, Allgem. Bot. Zeitschr., 3 : 4; id., 1885, Österr. Bot. Zeitschr., 35 : 255 et 291, nom. nud.; id., 1886, l. c. 36 : 285, nom. nud.; id. 1887. l. c. 37 : 228, nom. nud.; id., 1888, l. c. 38 : 286, nom. nud.; id., 1896, Allgem. Bot. Zeitschr., 2 : 5, nom. nud.; Szaf., Kulcz. et Pawł. 1924, Rosl. Polskie, 681. — *Hieracium obornyanum* Naeg. et Peter subsp. *leopoliense* (Błocki) Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1483,

comb. invalid; Jasiew. 1980, Fl. Polska, 14 : 328, comb. invalid. — *H. caespitosum* auct. non Dumort.: Jasiew. 1980. Fl. Polska, 14 : 289, quoad syn. *H. leopoliense* Błocki. — *H. obornianum* auct. non Naeg. et Peter: Jasiew., 1980, l. c. : 326, quoad syn. *H. leopoliense* Błocki. — *Pilosella* × *polymastix* auct. non (Peter) Holub: Schljak. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 363, quoad syn. *H. leopoliense* Błocki.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «*Hieracium leopoliense* mihi (Ab *H. collino* Gochn. spec. differto) Kleparów pr. Leopolim (Galiciae), in collibus graminosis ad viam ferream, frequent. 17.07.1891. B. Błocki» (LW!). [=*P. onegensis* × *P. praealta*]. Имеется 19 синтипов.

Протолог: «Auf trockenen Grastriften in der Umgegend von Lemberg, gemein: Zelazna, woda, Wettrennplatz, Percenkowka, Zubrza, Bodnarowka, Basiowka und Kleparów. Ausserdem in Pieniaki bei Zloczow».

13. *H. pinetorum* Błocki, 1897, Allgem. Bot. Zeitschr., 3 : 76; id., 1895, Deutsche Bot. Monatschrift, 13 : 134, nom. nud.; id., 1896, Allgem. Bot. Zeitschr. 2 : 163, nom. nud.; id., 1896, 176, nom. nud.; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 681.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Holosko pr. Leopolim (Galiciae), ad marginem silvae — solo arenoso. 4/VI 1892. B. Błocki» (LW!). [=*P. praealta* × *P. vaillantii*]. Имеется 8 синтипов.

Протолог: «An lichten, sandigen Stellen an den Rändern der Kiefernwalder in „Chom" bei Bobrka, südöstlich von Lemberg (leg. Wołoszczak), sowie in Holosko und Brzuchowice nächst Lemberg».

14. *H. polonicum* Błocki, 1887, Österr. Bot. Zeitschr., 37 : 303; id., 1885, Österr. Bot. Zeitschr., 35 : 291, nom. nud.; id. 1886, l. c. 36 : 367, nom. nud.; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl Polskie, 677. — *H. onegense* auct. non (Norrl.) Norrl.: Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30 : 601, quoad syn. *H. polonicum* Błocki. — *H. caespitosum* auct. non Dumort.: Jasiew., Fl. Polska, 14 : 289, quoad syn. *H. polonicum* Błocki, [=*Pilosella onegensis* Norrl.].

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Z Flory Królestwa Polskiego Gubernii Lubelskiej Okolic Lublina. Zarośla w lesu Czechowskim. 22.5.1881. F. Karo». Имеется 1 синтип.

Протолог: «In Holzschlägen und auf Waldwiesen in ganz Ostgalizien gemein. Auch besitze ich diese Art aus Kongress-Polen (legit Karo pro *H. pratensi* und aus Mähren [legit J. Bubela])».

15. *H. pseudoauricula* Błocki, 1880, Kosmos, 5 : 375, non Heinh. ex Hoppe et Opperm. 1830; id., 1881, Kosmos, 6 : 382; id., 1883, Österr. Bot. Zeitschr., 33 : 176.

Тип: не обозначен.

Протолог: «Na łące „Okno" w Bilczu b. rzadko, na łące nad potokiem Cyganką w Cyganach dość obfity, tutzież pojedynczo na linijach zrębowych w Cyganach».

16. *H. pseudoauriculoides* Błocki, 1885, Österr. Bot. Zeitschr., 35 : 291.

Тип: не обозначен.

Протолог: «*H. auriculoides* m. in Oest. Botan. Zeitschr. non Láng. ... in Winniki, Kleparów und Pieniaki».

17. *H. slendzinskii* Błocki, 1883, Österr. Bot. Zeitschr., 33 : 175. — *H. cymosum* auct. non L.: Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 302, quoad syn. *H. slendzinskii* Błocki.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Hołosko k. Lwowa. Błocki» (LW!). [=*P. onegensis* × *P. vaillantii*]. В (LWS!) имеется 1 изолектотип.

П р о т о л о г: «Am rande einer Fichtencultar (nächst dem Försterhause) in Hołosko in Gesellschaft der Eltern, einzeln».

18. *H. subauriculoides* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 190; Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 682. — *Pilosella botrychodes* auct. non (Zahn) Schljak.: Schljak. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 335, quoad syn. *H. subauriculoides* Błocki. — *P. auriculoides* auct. non (Láng) F. Schultz: Schljak., l. c. : 360, quoad syn. *H. subauriculoides* Błocki.

L e c t o t y p u s (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Zubrza pr. Leopolim — in collibus graminosis. Ca[...]erum in Lesienice, Kleparow, Pieniaki. 1887. Błocki» (LW!). [=*P. onegensis* × *P. praealta*]. Имеется 1 синтип.

П р о т о л о г: «Auf sonnigen Grastriften an vielen Orten Ostgaliziens, besonders zahlreich bei Lemberg. Bisher von mir beobachtet in Kleparow, Zubrza und Winniki (bei Lemberg), Podmanasterz (bei Bóbrka), Pieniaki (bei Złoczów) und Bilcze (bei Borszczów)».

19. *H. uechtritzii* Błocki, 1884, Österr. Bot. Zeitschr., 34 : 144; id., : 265. — *H. glomeratum* Błocki, 1880, Kosmos, 5 : 376, non DC.

Т и п: не обозначен.

П р о т о л о г: «Na okopie zrębowym przy drodze z Jadwizyna do Manasterka prowadzącéj, w nielicznych egzemplarzach (1878 i 1879)».

Названия, валидизированные другими авторами

1. *H. ambiguum* Ehrh. subsp. *jarynense* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1347.

Т и п: не обозначен.

П р о т о л о г: «Galizien: Jaryna!, Holosko (*Hieracium glomeratum* Błocki exs.)».

2. *H. dubium* L. subsp. *glaucedinum* Błocki ex Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1362; Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 307, «subsp. *glaucedinum* (Błocki) Zahn». — *H. glaucedinum* Błocki, 1892, Deutsche Bot. Monatschrift, 10 : 106, nom. nud.

L e c t o t y p u s (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Lesienice pr. Leopolim (Galiciae) in silva cae[...] — inter parentes. 1/6 1887. Br. Błocki» (LW!). [=*P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. vaillantii*]. Имеется 6 синтипов.

П р о т о л о г: «Galizien: Lesienice bei Lemberg».

3. *H. macranthelum* Naeg. et Peter subsp. *pseudincrassans* Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1355 — *H. incrassatum* Błocki, 1892, Österr. Bot. Zeitschr., 42 : 350, nom. nud.; id., 1892, Deutsche. Bot. Monatschrift, 10 : 106, nom. nud.; id., : Allgem. Bot. Zeitschr. 2 : 4, nom. nud.

Т и п: не обозначен.

П р о т о л о г: «Galizien: Persenkówka (Błocki als *H. incrassatum* u. *ciliatum* × *Pilosella* pp.)!».

4. *H. obornianum* Naeg. et Peter subsp. *valdeciliatum* Błocki ex Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1483; Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 327.

Т и п: не обозначен.

П р о т о л о г: «Galizien: um Lemberg».

5. *H. pratense* Tausch subsp. *rawaruskanum* Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1271. — *H. caespitosum* Dumort. subsp. *rawaruskanum* (Zahn) Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 291, comb. invalid. — *H. rawaruskanum* (Zahn) Czer., 1995. Vasc. pl. Russia adjac. states: 74; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30 : 599, in nota, comb. provis. — *Pilosella rawaruskana* (Zahn) Schljak., 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 349.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «*Hieracium pratense* × *auricula*. Siedliska pr. Rawa—Ruska (Galiciae septentr.). Błocki» (LW!). [=*P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. vaillantii*]. Имеется 2 изолектотипа.

Протолог: «Galizien: Siedliska bei Rawa Ruska (Błocki pro *H. Auricula* × *pratense*)».

6. *H. tauschii* Zahn subsp. *ciesielskii* Błocki ex Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82 : 1501. — *H. ciesielskii* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 297, nom. nud.; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30 : 513, in nota. — *H. densiflorum* Tausch subsp. *ciesielskii* (Błocki) Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 330, nom. et comb. invalid. — *Pilosella ciesielskii* (Błocki) Valery Tikhomirov, 2000, Бот. журн. 85 (11) : 112, nom. invalid. — *P.* × *densiflora* auct. non (Tausch) Soják: Schljak., 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 361, pro syn. *H. ciesielskii* Błocki.

Lectotypus (Valery Tikhomirov, hoc loco): «Butywla pr. Skole (Galicia australis) in pratis silvatirismontium Carpathorum orientalium. 1888. B. Błocki» (LW!). [=*P. onegensis* × *P. praealta* × *P. vaillantii*].

Протолог: «Galizien: Skole bei Strij!».

7. *H. atriceps* Błocki ex Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 681 non Dahlst. 1901, nec Wiinst., 1926. — *H. bauhinii* Bess. subsp. *adenocladum* auct. non Rehm.: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1425, quoad syn. *H. atriceps* Błocki.

Тип: не обозначен.

8. *H. fallacinum* Błocki ex Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 682; Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 286, nom. nud. — *H. florentinum* All. subsp. *pseudo-Sanioi* auct. non Rehm.: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1404, quoad syn. *H. fallacinum* Błocki.

Тип: не обозначен.

9. *H. hirtum* Błocki ex Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 677, non Froel. 1838. — *H. cymosum* L. subsp. *cymigerum* auct. non (Reichenb.) Naeg. et Peter: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1320, quoad syn. *H. hirtum* Błocki.

Тип: не обозначен.

10. *H. incanescens* Błocki ex Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 680, non Brenner, 1903; Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 297, nom. nud. — *H. tauschii* Zahn subsp. *euumbelliferum* auct. non Zahn: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1506, quoad syn. *H. incanescens* Błocki.

Тип: не обозначен.

Протолог: «Miesz. znany z ok. Lwowa».

11. *H. pseudoglomeratum* Błocki ex Woł., 1888, Spraw. Kom. Fizyogr. Krakow, 22 : 203; Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 330 «*H. pseudoglomeratum* Błocki». — *Pilosella* × *densiflora* auct. non (Tausch) Soják: Schljak., 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 361, quoad syn. *H. pseudoglomeratum* Błocki ex Woł.

Тип: не обозначен.

12. *H. rostafinskii* Błocki ex Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 683; Błocki, 1892, Österr. Bot. Zeitschr., 42 : 350, nom. nud.; id., : 1896, Allgem. Bot. Zeitschr. 2 : 5, nom. nud. — *H. longiscapum* Boiss. et Kotschy subsp. *rostafinskii* (Błocki) Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 298, comb. invalid. — *H. longiscapum* auct. non Boiss. et Kotschy: Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 297, quoad syn. *H. rostafinskii* Błocki. — *Pilosella* × *fennica* auct. non (Norrl.) Norrl.: Schljak., 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 371, quoad syn. *H. rostafinskii* Błocki.

Тип: не обозначен.

13. *H. sapiehae* Błocki ex Szaf., Kulcz. et Pawł., 1924, Rosl. Polskie, 681; Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 297, nom. nud.

Тип: не обозначен.

Невалидизированные названия

1. *H. arenicola* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 297, nom. nud. — *H. tauschii* Zahn subsp. *euumbelliferum* Zahn subvar. *pinetorum* auct. non (Błocki) Zahn, comb. inval.: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1506, quoad syn. *H. arenicola* Błocki.

2. *H. atricapillum* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 297, nom. nud. — *H. bauhinii* Bess. subsp. *pseudomegalomastix* auct. non Rehm.: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1419, quoad syn. *H. atricapillum* Błocki.

3. *H. budelae* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 154, nom. nud. — *H. ambiguum* Ehrh. subsp. *prolongatum* auct. non Naeg. et Peter: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1352, quoad syn. *H. bubelae* Błocki.

4. *H. crassicaule* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 286, nom. nud.

5. *H. glomeratum* Froel. f. *latifolium* Błocki, 1892, Österr. Bot. Zeitschr., 42 : 350, nom. nud.; id., Deutsche Bot. Monatschrift, 10 : 107, nom. nud.

6. *H. holubyi* Błocki, 1886, Deutsche Bot. Monatschrift, 4 : 156, nom. nud.

7. *H. klukii* Błocki, 1908, Magyar Bot. Lapok, 7 : 285, nom. nud.

8. *H. psammophyllum* Błocki, 1895, Deutsche Bot. Monatschrift, 13 : 134, nom. nud. — *H. bifurcum* Bieb. subsp. *anthelaephilum* auct. non Rehm.: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1384, quoad syn. *H. psammophyllum* Błocki.

9. *H. pseudincanum* Błocki, 1896, Allgem. Bot. Zeitschr., 2 : 176, nom. nud.; id., 1897, l. c. 3 : 45, nom. nud.; id., 1897, l. c. : 77, nom. nud.; id., 1897, 3 : 176, nom. nud.; id., 1908, Magyar Bot. Lapok, 7 : 285, nom. nud. — *H. bauhinii* Bess. subsp. *adenocladum* auct. non Rehm.: Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1425, quoad syn. *H. pseudincanum* Błocki.

10. *H. pseudopilosella* Błocki, 1885, Österr. Bot. Zeitschr., 35 : 409, nom. nud.

11. *H. pseudoflagellare* Błocki, 1892, Österr. Bot. Zeitschr., 42 : 350, nom. nud.; id., 1885, Österr. Bot. Zeitschr., 35 : 291, nom. nud. — *H. cernuiforme* Naeg. et Peter subsp.

pseudoflagellare (Błocki) Zahn, 1923, in Engl., Pflanzenreich, 82 : 1283, comb. invalid; Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 295. — *Pilosella* × *macrostolona* auct. non (G. Schneid.) Soják: Schljak., 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 375, quoad syn. *H. pseudoflagellare* Błocki.

12. *H. ullepitschii* Błocki, 1887, Deutsche Bot. Monatschr. 5 : 24, nom. nud. — *H. alpicola* Schleich. subsp. *ullepitschii* (Błocki) Jasiew., 1980, Fl. Polska, 14 : 281, comb. invalid.

13. *H. valdeciliatum* Błocki, 1907, in Wiczkowsky, Lwów, jego rozwój i stan kulturalny: 43, nom. nud.; id.: 1908, Magyar Bot. Lapok, 7 : 285, nom. nud.

14. *H. woloszczakii* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr., 38 : 297, nom. nud.

Благодарности

Автор благодарит сотрудников Гербария Львовского национального университета за помощь в работе с гербарными материалами; Т. В. Егорову и А. Н. Сенникова за консультации по сложным вопросам номенклатуры, а также А. А. Кагало, любезно предоставившего в наше пользование картотеку и, к сожалению, неопубликованную рукопись И. И. Мондальского «Библіографія квіткових рослин західних областей УРСР з 1790 по 1939 р.».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тихомиров Вал. Н. Род *Pilosella* (*Asteraceae*) во флоре Беларуси // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 116—126.

Тихомиров Вал. Н. Типовые образцы названий таксонов рода *Pilosella*, хранящиеся в Гербарии Львовского национального университета (LW). I // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 53—57.

Шляков Р. Н. Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 300—377.

Юксип А. Я. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. 732 с.

Jasiewicz A. Hieracium L. Jastrzebiec // Flora Polska. Warszawa—Krakow, 1980. T. XIV. P. 199—335.

Szafer W., *Kulczyński S.*, *Pawłowski B.* Rośliny Polskie. Opisy I klucze do oznaczania wszystkich gatunków roślin naczyniowych rosnących w Polsce bądź dziko bądź też zdziczalych lub częściej hodowanych. Lwów—Warszawa, 1924. P. I—XXXII, 1—736.

Zahn K. H. Compositae—Hieracium // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1921—1923. Bd 4. Hf 280. N 75—77, 79, 82.

SUMMARY

The paper presents the second part of the list of type specimens of the *Pilosella* taxa kept in LW. 19 names in the rank of species, validly published by Br. Błocki, are cited, with lectotypification being made for 14 of them. 12 taxa are revealed to be either validly published or described from Br. Błocki's materilas by other authors, 3 of them being lectotypified. No valid descriptions have been found for 14 names, which were used by Br. Błocki in articles. One new combination is made, *Pilosella gypsicola* (Błocki) Valery Tikhomirov [*P. praealta* × *P. onegensis* × *P. vaillantii*].

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 016 : 58

© О. Д. Быков

ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ ПРИ НЕПРЕРЫВНОМ ИЗМЕНЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ

O. D. BYKOV. TEMPERATURE DEPENDENCE OF RESPIRATION OF BIOLOGICAL OBJECTS DURING CONTINUOUS CHANGE OF TEMPERATURE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: obykov@OB_2955.spb.edu
Поступила 10.10.2005

Для биологических (в том числе ботанических) объектов дано описание нового метода получения (приведены технические характеристики лабораторной установки) и изучения температурных кривых дыхания в темноте. Его отличие от известных методов, заключается в том, что с целью увеличения производительности труда, информативности и воспроизводимости результатов температурную кривую дыхания получают при непрерывном повышении (или понижении) температуры исследуемой пробы путем непрерывной регистрации концентрации CO_2, выделяющейся пробой, или концентрации поглощаемого пробой O_2. Температурные кривые дыхания ботанических объектов можно получать в достаточно широком диапазоне температур (50 °С и более) за один час. Показаны возможности использования данного метода в различных областях ботаники.

Ключевые слова: новый метод исследования, температура, дыхание, инфракрасный газоанализатор, экспозиционная камера, параметры температурных кривых дыхания.

Температура оказывает влияние на многие физиологические и биохимические процессы, происходящие в живых системах (см.: Брей, Уайт, 1959; Пасынский, 1963; Скулачев, 1989; Хочачка, Сомеро, 1977). Для эктотермных организмов, у которых температура тела в основном определяется температурой среды, этот фактор играет первостепенную роль в кинетике отдельных ферментативных реакций и обмена веществ в целом (Александров, 1975; Лютова, 1995). В полной мере это относится и к дыханию растений (Джеймс, 1956; Семихатова, Чиркова, 2001).

Среди большого числа публикаций, посвященных исследованию температурной зависимости дыхания растений, сравнительно мало работ методического характера. Наибольшую популярность и распространение начиная с конца 1920-х гг. и примерно до конца 1970-х гг. получил манометрический метод определения дыхания по кислороду (Вознесенский и др., 1965), разработанный O. Warburg (1924). В частности этот метод широко применялся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН в решении вопросов экологической физиологии растений (Иванова и др., 1989). Успеху данного метода благоприятствовало серийное производство приборов Варбурга и их появление на мировом рынке. Среди других методов, использованных для изучения дыхания растений, следует назвать полярографический метод определения кислорода (Березовский, 1974; Зеленский, 1985), весовой метод (Куперман, Хитрово, 1977), инфракрасный газовый анализ (Ничипорович, 1990; Atkin et al., 1997). Инфракрасные газоанализаторы, в различных моди-

фикациях выпускаемые рядом зарубежных фирм (ADC Limited, Li-Cor., Walls, CID и др.), широко вошли в практику лабораторных и особенно полевых исследований для решения экологических и физиологических проблем, в том числе и для изучения температурных кривых дыхания.

Следует, однако, заметить, что независимо от метода измерения дыхания температурную зависимость этого процесса обычно определяли в отдельных температурных точках («температурные точки дыхания»), следя за выходом дыхания на стационарный уровень в течение около часа и представляя полученные значения как функцию температуры. Такой способ нахождения температурной зависимости дыхания имел ряд недостатков. Во-первых, он был малопроизводителен; во-вторых, его применение было связано с значительным расходом растительного материала (для каждой точки брали новую пробу); в-третьих, при его использовании не всегда можно было получить стационарные величины дыхания (при высоких температурах дыхание со временем падало); наконец, построение температурной кривой по отдельным точкам могло скрыть истинный ход дыхания в интервалах между точками.

В данной работе описан метод, свободный от этих недостатков, позволяющий находить температурную зависимость дыхания растительных объектов за сравнительно короткое время (около 1 ч), с экономным расходованием исследуемого материала. Метод обладает высокой информативностью, надежностью и простотой (Быков, 2004).

Сущность, техническая сторона и особенности метода

Сущность метода заключается в непрерывном определении интенсивности дыхания растительной пробы при одновременном и непрерывном изменении (повышении или понижении) ее температуры. В зависимости от конкретной задачи границы области изменения температуры могут быть различными. В данной работе в качестве нижней границы брали 15—20 °C, в качестве верхней — 65—70 °C. В результате, вся исследуемая область температурной зависимости дыхания имела ширину около 50 °C.

Установка для изучения температурной зависимости дыхания (рис. 1) включает экспозиционную камеру для исследуемой пробы (Камера с пробой), подключенную к водяному ультратермостату с устройством для автоматического и равномерного повышения температуры воды (Водяной термостат), инфракрасный газоанализатор на углекислый газ ГИАМ-5М (Инфракрасный газоанализатор) со шкалой 0—500 ppm CO_2, микрокомпрессор для создания воздушного потока через камеру и блок щелочных поглотителей для освобождения воздуха от углекислого газа (Воздух без CO_2), поглотитель (вымораживатель) паров воды и ротаметр для регуляции скорости воздушного потока (на схеме не показаны), а также два газовых крана, позволяющие задавать на вход камеры либо нулевую, либо естественную концентрацию CO_2. Показания газоанализатора регистрируются самописцем полярографа венгерского производства OH-105. Вместо самописца или дополнительно к нему в качестве измерительного прибора к газоанализатору подключается мультиметр APPA-109, имеющий оптический выход на компьютер.

Успех работы при получении температурной зависимости дыхания в значительной мере зависит от конструкции экспозиционной камеры (рис. 2). В нашей установке исследуемую пробу помещают в полированную внутри медную трубку длиной 40 см с внутренним диаметром 14 мм и толщиной стенки 1 мм. Для задания

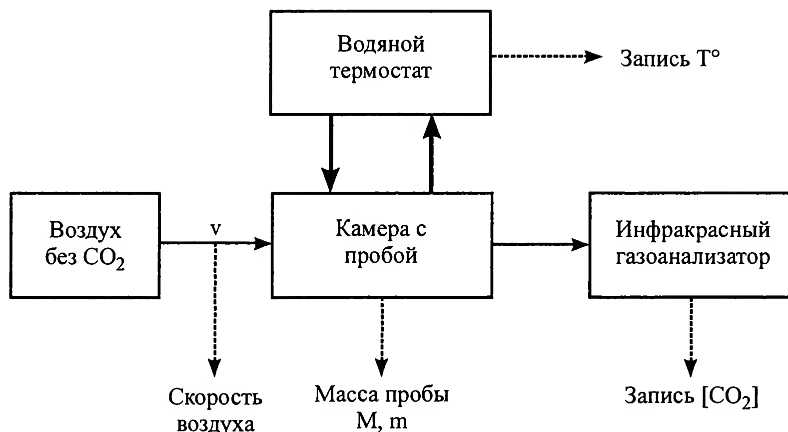


Рис. 1. Схема лабораторной установки для получения температурной зависимости дыхания.
v — объемная скорость воздушного потока через камеру; тонкая пунктирная линия со стрелкой — определяемая величина; одинарная линия со стрелкой — направление воздушного потока; двойная линия со стрелкой — направление движения жидкости, задающей температуру в камере с пробой.

определенного температурного режима трубка окружена проточной рубашкой из термостойкого пластика объемом около 300 мл, соединенной шлангами с водяным ультратермостатом UT-2. За одну минуту жидкость в рубашке обновляется примерно 3—4 раза, так что температура в ней практически не отличается от температуры воды в ультратермостате. Водяной ультратермостат снабжен специальным устройством для автоматического повышения температуры (АПТ), благодаря которому температуру в камере можно повышать со скоростью около 1 °С/мин.

Для построения температурной кривой дыхания пробу исследуемого растительного объекта взвешивают (находят сырую исходную массу, M_0), помещают в экспозиционную камеру, через которую с постоянной скоростью (v) пропускается воздух без CO_2. Далее, следя за показаниями инфракрасного газоанализатора, регистрирующего концентрацию CO_2 (С) на выходе из камеры, добиваются стабильных ее показаний на нижней границе изучаемой температурной области. После этого переходят в режим автоматического повышения температуры камеры (режим АПТ), продолжая запись концентрации CO_2 на ленте самописца и периоди-

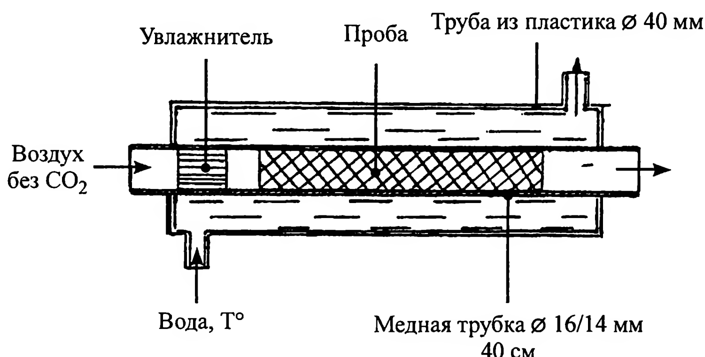


Рис. 2. Экспозиционная камера для размещения пробы объекта и изучения температурной зависимости дыхания.

чески отмечая на ней соответствующие показания температуры в ультратермостате. По достижении верхней границы температур режим АПТ отключают, пробу извлекают из камеры, взвешивают (находят сырую конечную массу, M_1) и помещают в сушильный шкаф для нахождения сухой массы (m). Расчет дыхания на единицу сухой или сырой массы (R_m или R_M) ведут по формулам

$$R_m = Cv/m, \qquad R_M = Cv/M,$$

где $M = (M_0 + M_1)/2$.

При реализации данного метода необходимо учитывать два обстоятельства. Первое — регистрируемая температура воды в ультратермостате и в водяной рубашке экспозиционной камеры несколько опережает температуру биологической пробы, находящейся в камере. Второе — концентрация CO_2, измеряемая и регистрируемая газоанализатором, с некоторой временной задержкой отражает содержание CO_2 в выходящем из камеры воздухе. В результате температура в ультратермостате и регистрируемая концентрация CO_2 будут соответствовать друг другу лишь при введении некоторой временной поправки. Последняя зависит от скорости изменения температуры, температурной инерционности системы камера—биологическая проба, от скорости доставки воздуха из камеры в газоанализатор и, наконец, от скорости регистрации концентрации CO_2. В нашем случае (при данной конструкции камеры и системы газопровода в целом, скорости воздушного потока

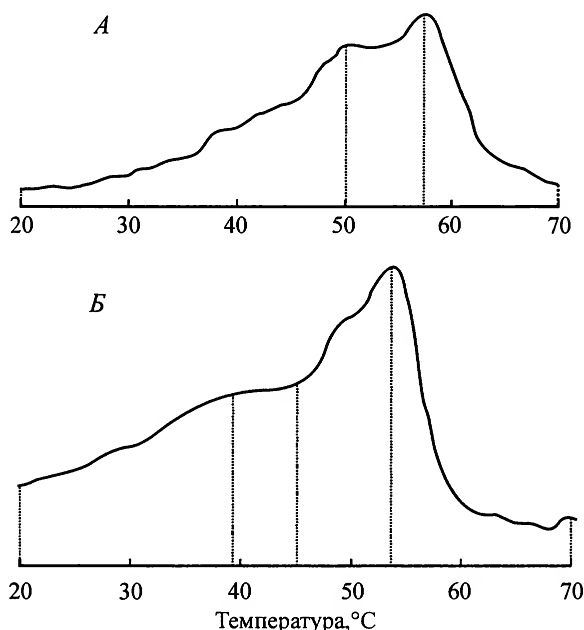


Рис. 3. Температурные кривые дыхания (ТКД) листьев *Triticum aestivum* (сорт Мироновская 808) — *А* и *Lycopersicon esculentum* (сорт Ультрабек) — *Б*.

Координаты максимальных значений дыхания: листьев пшеницы (1.53 мг/$г_{сыр.}$ ч — 56.2 °С), листьев томата (3.86 мг/$г_{сыр.}$ ч — 52 °С). Здесь и далее температура указана с учетом оговоренной в тексте поправки 1.5 °С в отличие от графиков, на которых приведены исходные данные без поправки. По вертикали графиков (ось ординат) масштаб неодинаков, так как выражает скорость дыхания всей исследуемой пробы. Численные значения максимальной скорости дыхания на единицу массы приведены в качестве первой координаты, оптимальная температура — в качестве второй координаты.

220 мл/мин, скорости изменения температуры порядка 1 °С/мин) эта поправка составляла около полутора минут. Таким образом, регистрируемая в данный момент времени концентрация CO_2 и соответствующая ей скорость дыхания отвечают той температуре, которая была за 1.5 мин до этого момента. При скорости повышения температуры 1 °С/мин этой поправке соответствует 1.5 °С, т. е. на эту величину надо уменьшить измеряемую температуру, чтобы получить соответствие между температурой и скоростью дыхания. Так, например, если при записи температурной кривой выделения CO_2 листьями томата в режиме АПТ наблюдали максимум дыхания при 53.5 °С (рис. 3), то действительная температура оптимума была 52.0 °С. В случае понижения температуры со скоростью 1 °С/мин на эту величину надо увеличить измеряемую температуру.

Показатели температурной кривой дыхания

Был предложен ряд параметров, характеризующих температурные кривые дыхания биологических объектов (Джеймс, 1956; Семихатова, 1968). Из них наиболее известными являются:

1) температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10}, указывающий в какой мере скорость дыхания возрастает при увеличении температуры на 10 °С;

2) кардинальные температурные точки (минимума, оптимума и максимума);

3) критическая температура — нижний порог высокой температуры, при которой в течение часа происходит снижение дыхания на 20—30 %, выходящее за пределы ошибок измерений;

4) температура, при которой дыхание составляет 50 % от максимальной величины.

Параметры температурных кривых дыхания в темноте

Группа параметров и ее характеристика	Параметр	Обозначение	Размерность
1-я (абсолютная величина дыхания в разных точках температурной кривой)	Максимум дыхания (максимальное дыхание)	1.1.	Скорости дыхания на единицу массы пробы, например, мг CO_2/г·ч
	Второй по величине максимум	1.2.	
	Минимальное значение дыхания («впадина») между максимумами	1.3.	
	Дыхание при 25 °С (нижний стандарт дыхания)	1.4.	
	Дыхание при 65 °С (верхний стандарт)	1.5.	
2-я (температура для разных значений дыхания)	Температура достижения максимума дыхания, T_{opt}	2.1.	Температуры, °С
	Температура достижения второго максимума, T_{opt2}	2.2.	
	Температура достижения «впадины»	2.3.	
	Температура достижения 0.5 величины максимума со стороны низких температур, T_a	2.4.	
	То же со стороны высоких температур, T_b	2.5.	

Группа параметров и ее характеристика	Параметр	Обозначение	Размерность
3-я (производные 1-й и 2-й групп)	Температурные коэффициенты в области температур $\{T_1,T_2\}$	3.1.	Нулевая
	Интеграл дыхания в интервале $\{T_1,T_2\}$	3.2.	мг CO_2/г
	Среднее дыхание в интервале $\{T_1,T_2\}$	3.3.	мг CO_2/г·ч
	Интеграл дыхания в интервале $\{T_a,T_b\}$	3.4.	мг CO_2/г
	Полуширина температурного максимума дыхания; $T_b - T_a$	3.5.	°С
	Производная дыхания по температуре при температуре T_i	3.6.	мг CO_2/г·ч °С
	Производная дыхания по времени при температуре T_i	3.7.	мг CO_2/г·ч^2

Кроме этих показателей для характеристики температурных кривых и сравнения их между собой используют и другие (см. таблицу). Все эти показатели можно разбить на 3 группы. К первой группе относятся параметры, характеризующие интенсивность дыхания при некоторой стандартной температуре (дыхательная способность) или в температурных точках, в которых достигаются какие-то особенности в изменении величины дыхания. Вторую группу составляют соответствующие температуры, а третью — производные параметров предыдущих групп.

Области применения метода

Возможности использования описываемого метода достаточно разнообразны. Ниже приведены примеры его применения для характеристики дыхания биологических объектов, различающихся генетически (различная видовая принадлежность) или физиологическим состоянием (например, возрастом растения).

а) *Видовые различия.* На рис. 3 приведены температурные кривые дыхания (ТКД) листьев пшеницы (*Triticum aestivum*) и томата (*Lycopersicon esculentum*). Как и в дальнейших примерах, ТКД получали в идентичных условиях при одинаковой скорости временной развертки температуры (1 °С/мин). Первая кривая характеризуется почти экспоненциальным ростом до температуры примерно 45 °С, после чего скорость роста на протяжении 5 °С практически прекращается, но затем дыхание вновь растет, достигая максимума при температуре около 55 °С. После этого следует достаточно резкий спад дыхания, которое при 70 °С достигает своей первоначальной величины (при 20 °С). У листьев томата дыхание при 20 °С выше, чем у пшеницы, относительный рост с повышением температуры ниже, при этом область замедления подъема дыхания начинается примерно с 37 °С и продолжается до 43—44 °С, когда у пшеницы еще наблюдается экспоненциальный рост. Температурный оптимум дыхания томата — 51—52 °С, т. е. на 3° ниже, чем у пшеницы. Таким образом, на этом примере достаточно четко проявляются видовые различия в температурных кривых дыхания.

На рис. 4 представлены температурные кривые дыхания хвои сосны (*Pinus sylvestris*) и хвои подокарпуса (*Podocarpus*). Видовые различия здесь выражены еще сильнее. У подокарпуса на ТКД можно насчитать две вершины и одно плечо, у сосны — только одну вершину. Оптимум дыхания у подокарпуса приходится на 61—62 °С, у сосны — на 55—56 °С, т. е. на 5—6 °С ниже. Заметны различия и в ско-

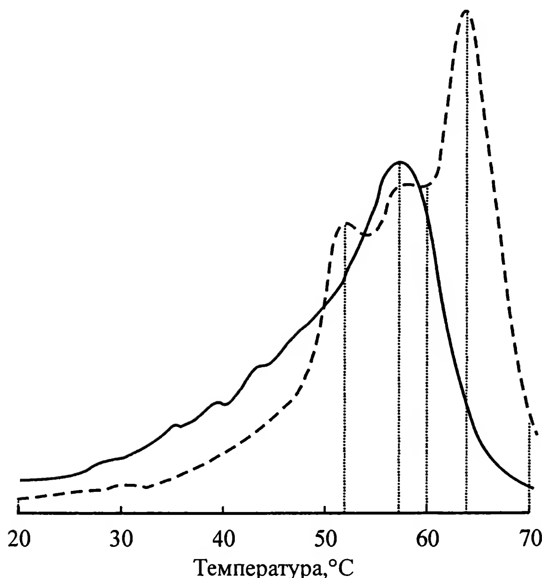


Рис. 4. Температурные кривые дыхания хвои *Pinus sylvestris* (сплошная линия) и *Podocarpus* (пунктирная линия).

Координаты максимальных значений дыхания: *P. sylvestris* (5.2 мг/$г_{сух.}$ ч — 56.0 °С), *Podocarpus* (4.1 мг/$г_{сух.}$ ч — 62 °С). Пояснения те же, что и на рис. 3.

рости роста дыхания в интервале 20—50 °С: у хвои подокарпуса дыхание вначале невелико и растет медленно, но затем ускоряет свой рост и в интервале 40—50 °С возрастает более чем в 3 раза; у хвои сосны соответствующий подъем дыхания носит относительно плавный характер.

Качественные и количественные различия в ТКД у представителей разных видов растений наблюдаются часто. Более того, они могут встречаться даже в пределах одного вида. Например, между яровой и озимой пшеницей вида *Triticum aestivum* L. различия могут быть достаточно заметны (рис. 5). У яровой пшеницы с. Прохоровка ТКД не имеет четко выраженного максимума (вершина пологая, имеет форму выпуклой чаши с оптимумом около 48 °С), у озимой пшеницы с. Мироновская 808 ТКД содержит две вершины дыхания: меньшая — при 49 °С, большая — при температуре около 56 °С.

б) *Функционально различные объекты*. На рис. 6 сопоставлены температурные зависимости дыхания 3 функционально различных частей ранневесеннего растения хионодоксы (*Chionodoxa luciliae*) — зеленой и белой частей листьев, а также цветков. Зеленая часть листьев (сплошная линия) имеет ярко выраженный максимум дыхания в области 55 °С, после которого происходит падение дыхания. Для белой части листа при той же температуре этот максимум выражен значительно слабее, а порой и отсутствует, а для цветков максимума не только нет, но даже можно отметить некоторое понижение уровня дыхания. Имеются различия и в темпах роста ТКД этих объектов. Быстрый рост дыхания с температурой был у зеленой части листьев, слабее он проявлялся у белой части и у цветков. Отмеченные различия ТКД носили и качественный, и количественный характер. К такому же выводу можно придти, рассматривая ТКД различных надземных частей одуванчика (*Taraxacum officinale*) — его зеленых листьев, соцветий и цветоносов (рис. 7). Как мы видим, дыхание листа активно растет в области 20—50 °С, после чего следует его

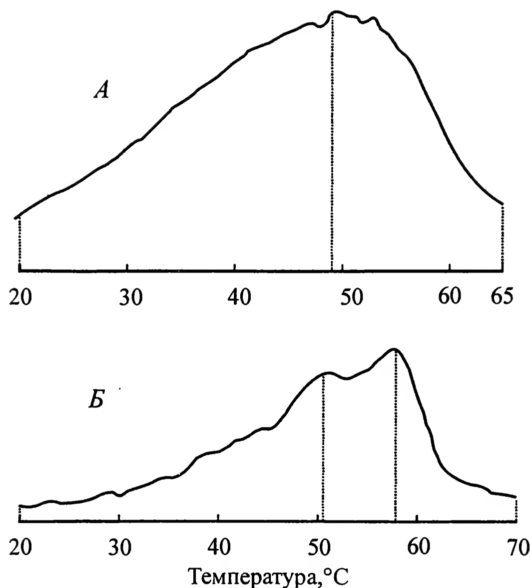


Рис. 5. Температурные кривые дыхания *Triticum aestivum*: 10-дневных проростков яровой пшеницы с. Прохоровка (*А*) и листьев мягкой озимой пшеницы с. Мироновская 808 (*Б*).

Координаты максимальных значений дыхания: *А* (13.8 мг/$г_{сух.}$ ч — 48.5 °С), *Б* (18 мг/$г_{сух.}$ ч — 56.2 °С). Пояснения те же, что и на рис. 3.

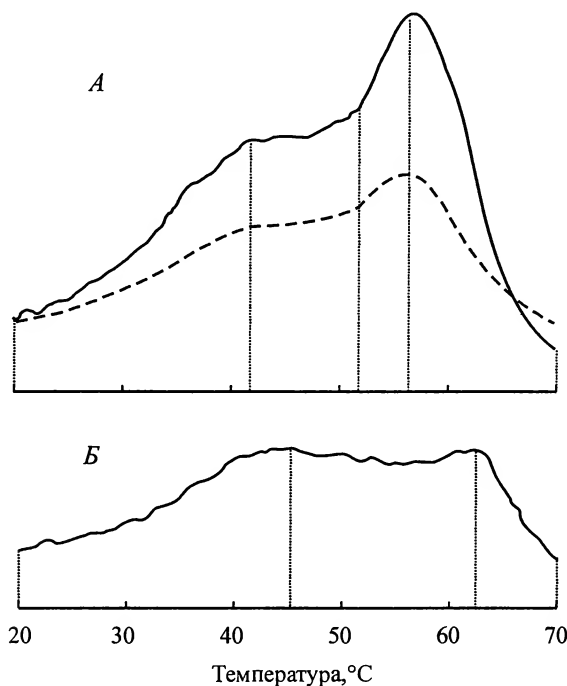


Рис. 6. Температурные зависимости дыхания разных частей листьев (*А*: зеленая часть — сплошная линия, белая часть — пунктирная линия) и цветков (*Б* — сплошная линия) у *Chionodoxa luciliae*.

Координаты максимальных значений дыхания: зеленая часть листа (11.6 мг/$г_{сух.}$ ч — 55.1 °С), белая часть листа (8.0 мг/$г_{сух.}$ ч — 55.1 °С), цветки (6.3 мг/$г_{сух.}$ ч — 43.6 и 60.8 °С). Пояснения те же, что и на рис. 3.

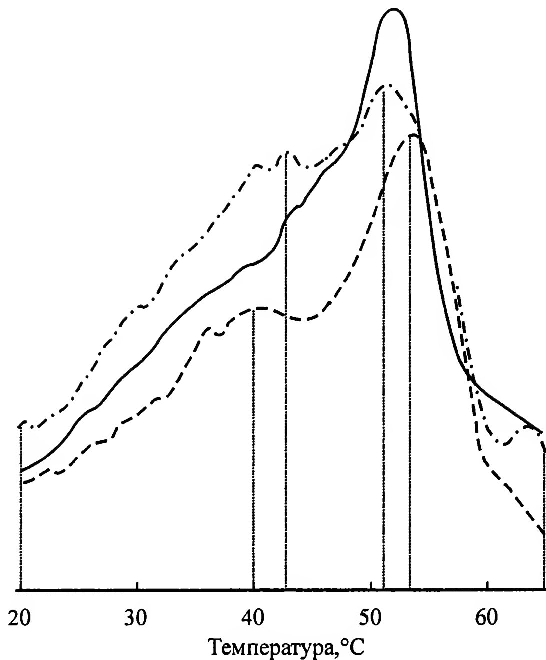


Рис. 7. Температурные зависимости дыхания зеленых листьев (сплошная линия), соцветий (прерывистая линия) и цветоносов (пунктирная линия) *Taraxacum officinale*.

Координаты максимальных значений дыхания: зеленые листья (20.1 мг/$г_{сух.}$ ч — 50.5 °С), соцветия (главный пик 19.3 мг/$г_{сух.}$ ч — 49.3 °С; второй по величине пик 16.9 мг/$г_{сух.}$ ч — 40.9 °С; третий пик 6.9 мг/$г_{сух.}$ ч — 61.9 °С), цветоносы (главный пик 15.0 мг/$г_{сух.}$ ч — 51.2 °С, второй по величине пик 9.3 мг/$г_{сух.}$ ч — 38.5 °С). Пояснения те же, что и на рис. 3.

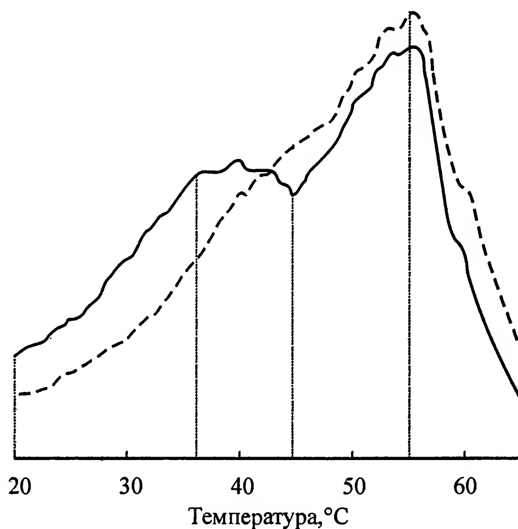


Рис. 8. Изменение температурной кривой дыхания зеленой части листьев *Scilla sibirica* под влиянием кратковременного нагрева.

Сплошная линия — контроль, пунктирная — нагрев до 48 °С в течение 10 мин. Координаты максимальных значений дыхания: контрольные листья (главный пик 18.0 мг/$г_{сух.}$ ч — 53.4 °С; второй по величине пик 11.5 мг/$г_{сух.}$ ч — 38.4 °С), листья, находившиеся в темноте 10 мин при 48 °С (17.7 мг/$г_{сух.}$ ч — 54.0 °С). Пояснения те же, что и на рис. 3.

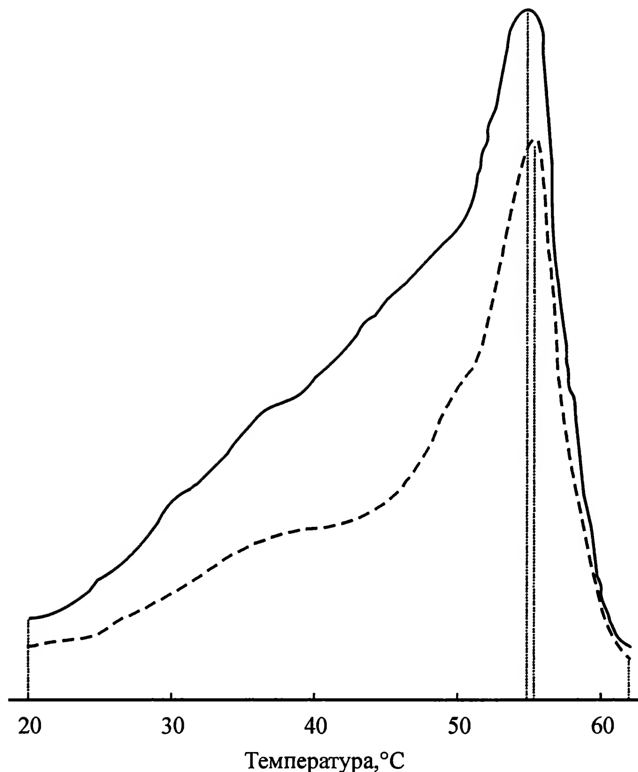


Рис. 9. Влияние последействия световых условий на температурную зависимость дыхания листьев *Lycopersicon esculentum*.

Координаты максимальных значений дыхания: 3 сут на свету (сплошная линия) — 30.8 мг/$г_{сух.}$ ч — 26.0 °С; 3 сут в тени (пунктирная линия) — 30.8 мг/$г_{сух.}$ ч — 53.5 °С. Пояснения те же, что и на рис. 3.

резкое падение. Дыхание соцветия также активно повышается с увеличением температуры, но начиная с 38—40 °С рост дыхания заметно приостанавливается и на протяжении 10 °С (примерно с 38 до 48 °С) уровень его практически не меняется, хотя при этих же температурах дыхание листа существенно возрастает. Лишь около 50 °С дыхание соцветия вновь растет с температурой и, достигнув относительно небольшого максимума, идет на спад. Что касается ТКД цветоноса, то форма этой кривой, ее «профиль», является в некотором смысле «гибридом» ТКД соцветия и листа. В этой кривой есть область температур шириной около 10 °С (35—45 °С), в которой дыхание изменяется незначительно и область активного его подъема составляет 45—52 °С. В этой последней области дыхание цветоноса и листа имеют очевидное сходство.

в) *Внешние факторы.* Экстремальные воздействия, изменяющие физиологический статус растений, в большей или меньшей мере изменяют ТКД. Например, кратковременное высокотемпературное воздействие нередко влияет на «профиль» ТКД. На рис. 8 сплошной линией показана температурная кривая дыхания зеленой части листьев эфемероида пролески сибирской (*Scilla sibirica*) вскоре после сбора растений. Пунктирная кривая показывает ход температурной кривой дыхания параллельной пробы листьев, которая перед регистрацией ТКД в течение 10 мин находилась в темноте при 48 °С. Нагрев существенно изменил профиль температурной кривой — в области от 20 до 40 °С уровень дыхания уменьшился, при-

чем кривая из двухвершинной стала одновершинной. По-видимому, данное изменение ТКД обусловлено неодинаковой реакцией отдельных дыхательных систем на прогрев — функционирующие в области умеренно высоких температур дыхательные системы ослабили свою активность, работающие в области высоких температур (50—60 °С) — практически ее не изменили.

Другой пример касается влияния светового фактора. На рис. 9 приведены ТКД листьев томата (*Lycopersicon esculentum*) у растений, находившихся 3 сут на свету (освещенность 30—40 клк), и растений, помещенных на 3 сут в тень (освещенность менее 1 клк). У растений, которые были на свету, листья имели ТКД, близкую к прямолинейной на участке 20—50 °С с дальнейшим более крутым подъемом и достижением максимума при 53 °С. У листьев растений, находившихся в темноте, ТКД на том же температурном участке 20—50 °С находилась на заметно более низком уровне и изменялась волнообразно. Однако в области выше 50 °С профиль ТКД сравниваемых проб был примерно одинаков, хотя природа стрессовых факторов в них была различной.

Последний пример — влияние последействия низкой температуры (рис. 10). В одном из опытов с листьями ранневесеннего эфемероида пролески сибирской (*Scilla sibirica*) часть материала была помещена в холодильник, где находилась во влажной фильтровальной бумаге при температуре 5 °С около 4 сут. Сравне-

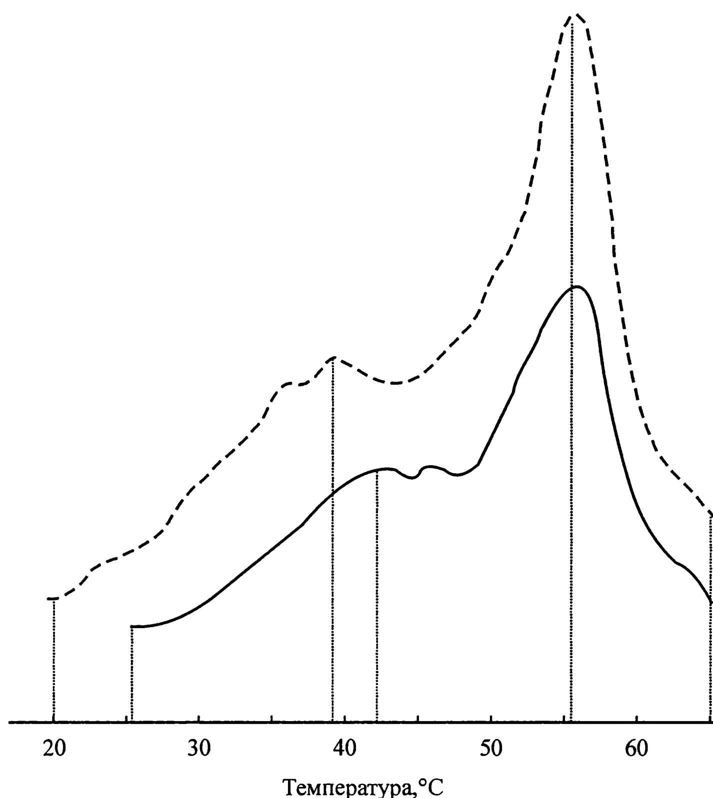


Рис. 10. Влияние последствия низкой температуры на температурную зависимость дыхания зеленых частей листьев *Scilla sibirica*.

Координаты максимальных значений дыхания: контроль (сплошная линия) — 13.4 мг/г$_{сух.}$ ч — 53.5 °С; 90 ч в темноте при 5 °С (пунктирная линия) — 23.7 мг/г$_{сух.}$ ч — 53.5 °С. Пояснения те же, что и на рис. 3.

ние температурных кривых дыхания листьев до и после пребывания в холодильнике позволило обнаружить между ними заметные различия в количественном выражении дыхания: листья, находившиеся на холоде, повысили уровень дыхания в среднем более чем в полтора раза. Этот результат, по-видимому, объясняется тем, что при низких положительных температурах пополнение пула мобильных дыхательных субстратов в листьях пролески превышает их расход на дыхание, в то время как при нормальной температуре (в контроле) этого превышения нет.

Заключение

Изложенный в статье метод позволяет решать достаточно широкий круг вопросов (ботаники, физиологии, экологии и даже генетики), связанных с температурной зависимостью дыхания. Как мы видели, форма температурной кривой дыхания далеко не универсальна. Она определяется, с одной стороны, генетической природой растительного объекта, с другой — его физиологическим состоянием. Следовательно, условия среды, в которых растительный объект находился до опыта, в частности, непосредственно перед помещением растительного объекта в экспозиционную камеру, должны отражаться на параметрах ТКД. Разнообразие формы и количественного выражения температурных зависимостей дыхания различных растительных объектов создают предпосылки для системных исследований в этом направлении с целью выяснения не только специальных научных и практических вопросов, но и для решения вопросов общебиологического характера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975. 330 с.

Березовский В. А. (отв. редактор). Полярографическое определение кислорода в биологических объектах // Матер. II Всес. симп. (Киев, 1972). Киев, 1974. 292 с.

Брей Дж., Уайт К. Кинетика и термодинамика биохимических процессов. М., 1959. 380 с.

Быков О. Д. Новый метод изучения температурной зависимости дыхания растений // Тез. докл. на Межд. научн. конф. «Проблемы физиологии растений Севера». Петрозаводск, 2004. С. 30.

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., 1965. 305 с.

Джеймс В. Дыхание растений. М., 1956. 440 с.

Зеленский М. И. Полярографическое определение кислорода в исследованиях по фотосинтезу и дыханию. Л., 1986. 140 с.

Иванова Т. И., Семихатова О. А., Юдина О. С., Леина Г. Д. Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140—167.

Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск, 1977. 184 с.

Лютова М. И. Изменение термостабильности и кинетических свойств ферментов при адаптации растений к температуре // Физиол. раст. 1995. Т. 42. С. 929—941.

Ничипорович А. А. (отв. редактор). Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М., 1990. 140 с.

Пасынский А. Г. Биофизическая химия. М., 1963. 432 с.

Семихатова О. А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1069—1084.

Семихатова О. А., Чиркова Т. В. Физиология дыхания растений. СПб., 2001. 222 с.

Скулачев В. П. Энергетика биологических мембран. М., 1989. 564 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977. 400 с.

Atkin O. K., Westbeek M. H. M., Cambridge M. L. et al. Leaf respiration in light and darkness (a comparison of slow- and fast-growing *Poa* species) // Plant. Physiol. 1997. Vol. 113. P. 961—965.

Warburg O. Verbesserte Methode zur Messung der Atmung und Glykolyse // Biochem. Zeitschr. 1924. Bd 152. S. 51—63.

SUMMARY

A new method of obtaining and studying temperature curves of dark respiration of biological (including botanical) objects is described. The method differs from the others known in following features: to increase labour efficiency, information and reproducibility of results, the respiration curve is obtained during continuous rising (or lowering) the temperature of the sample, by means of continuous recording of the concentration of CO_2 respired by the sample, or of O_2 absorbed. The technical characteristics of a laboratory installation to realize the method are given. Using the method, temperature curves of respiration of botanical objects can be obtained in quite wide temperature range (50 °C and more) in one hour. Examples are given of its use in the studies of temperature curves of respiration of objects from different species, with different function and physiological state. The list of indexes (parameters) to analyse and compare temperature curves of respiration is presented. The method has good prospects of practical use in different fields of botany.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.37 : 582.572.2

© А. В. Родионов, Е. О. Пунина, М. А. Доброрадова,
Н. Б. Тюпа, Н. Н. Носов

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ (*POACEAE*): *AVENEAE, POEAE, PHALARIDEAE, PHLEEAE, BROMEAE, TRITICEAE*

A. V. RODIONOV, E. O. PUNINA, M. A. DOBRORADOVA, N. B. TYUPA, N. N. NOSOV.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME GRASSES (*POACEAE*):
AVENEAE, POEAE, PHALARIDEAE, PHLEEAE, BROMEAE, TRITICEAE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: biocyt@rednet.ru
Поступила 22.08.2005

Определены хромосомные числа у *Agrostis canina* L. (2n = 14), *A. capillaris* L. (=*A. tenuis* Sibth.) (2n = 28), *Avena pilosa* M. B. (=*A. eriantha* Dur.) (2n = 14), *A. canariensis* Baum (2n = 14), *A. prostrata* Ladiz. (2n = 14), *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Besser ex Schult. et Schult. f. (2n = 14), *Holcus lanatus* L. (2n = 14), *Milium effusum* L. (2n = 28), *Trisetum turcicum* Chrtek (2n = 14), *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. (2n = 4), *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. (2n = 8), *Poa alpina* subsp. *fallax* F. Hermann (2n = 28, 35, 42 и 2n = 31—33), *P. angustifolia* L. (2n = 42), *P. schischkinii* Tzvel. (*Arctopoa schischkinii* (Tzvel.) Probat.) (2n = 70), *P. supina* Schrab. (2n = 14), *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (2n = 4), *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel. (=*Catabrosa variegata* Boiss, *Colpodium variegatum* (Boiss.) Griseb.) (2n = 10), *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel. (=*Colpodium altaicum* Trin.) (2n = 42), *Festuca ovina* subsp. *ovina* L. (2n = 14), *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love (=*A. nipponicum* Honda, *A. odoratum* subsp. *alpinum* (A. et D. Love) B. Jones et Meld.) (2n = 10), *A. odoratum* L. (2n = 20), *Alopecurus ponticus* C. Koch (=*A. sericeus* Albov) (2n = 14), *A. glacialis* C. Koch (2n = 56), *Melica transsilvanica* Schur (2n = 18), *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (=*Bromus tectorum* L.) (2n = 14), *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (2n = 56), *Hordeum violaceum* Boiss. et Huet (=*H. brevisubulatum* subsp. *violaceum* (Boiss. et Huet) Tzvel.) (2n = 14).
Ключевые слова: хромосомные числа, *Poaceae*.

Продолжая исследование вариаций числа хромосом в кариотипах злаков из разных географически удаленных районов России, в представляемой работе мы определили хромосомные числа 10 видов злаков трибы *Aveneae*, 8 видов трибы *Poeae*, двух видов трибы *Phalarideae*, двух видов *Phleeae*, двух видов *Bromeae*, одного вида *Meliceae*, одного вида трибы *Triticeae*. Материал был собран во время полевых сезонов 2002—2004 гг. Семена проращивали в чашках Петри на свету при комнатной температуре. Для приготовления препаратов использовали корневую меристему проростков, для накопления метафазных пластинок и сокращения хромосом применяли колхицин в концентрации 0.01—0.05 %. Давленые препараты хромосом делали по общепринятой методике и окрашивали ацетокармином по Фельгену (Навашин, 1936; Абрамова, 1986) и, в некоторых случаях, флуорохромами DAPI и хромомицином A_3 (Schweizer, 1976; Schweizer, Ambros, 1994; Пунина и др., 2000). Фотографии хромосом исследованных видов представлены на рис. 1 и 2.

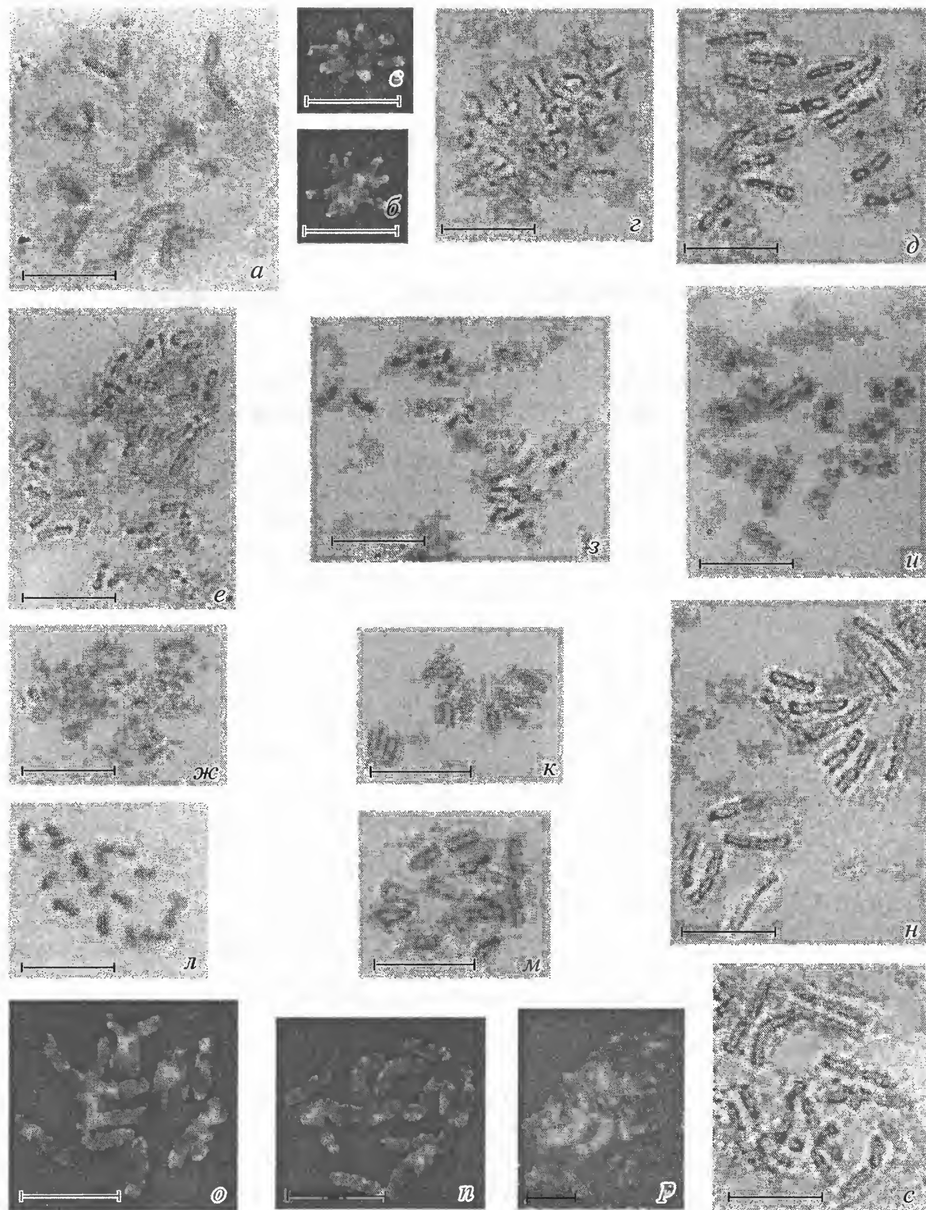


Рис. 1. Метафазные пластинки хромосом видов сем. *Poaceae*.

а — *Zingeria trichopoda* (2n = 8), *б* — *Z. biebersteiniana* (2n = 4), *в* — *Colpodium versicolor* (2n = 4), *г* — *Paracolpodium altaicum* (2n = 42), *д* — *Alopecurus ponticus* (2n = 14), *е* — *Poa alpina* subsp. *fallax* (2n = 42), *ж* — *P. angustifolia* (2n = 42), *з* — *Agrostis capillarias* (2n = 28), *и* — *A. canina* (2n = 14), *к* — *Melica transsilvanica* (2n = 18), *л* — *Catabrosella variegata* (2n = 10), *м* — *Holcus lanatus* (2n = 14), *н* — *Helictotrichon pubescens* (2n = 14), *о* — *Avena canariensis* (2n = 14), *п* — *A. pilosa* (2n = 14), *р* — *A. prostrata* (2n = 14), *с* — *Trisetum turcicum* (2n = 14). *а*, *г*—*и*, *л*—*н*, *с* — окраска ацетокармином; *б*, *п*, *р* — окраска DAPI; *в*, *о* — окраска CMA; *к* — окраска по Фельгену.

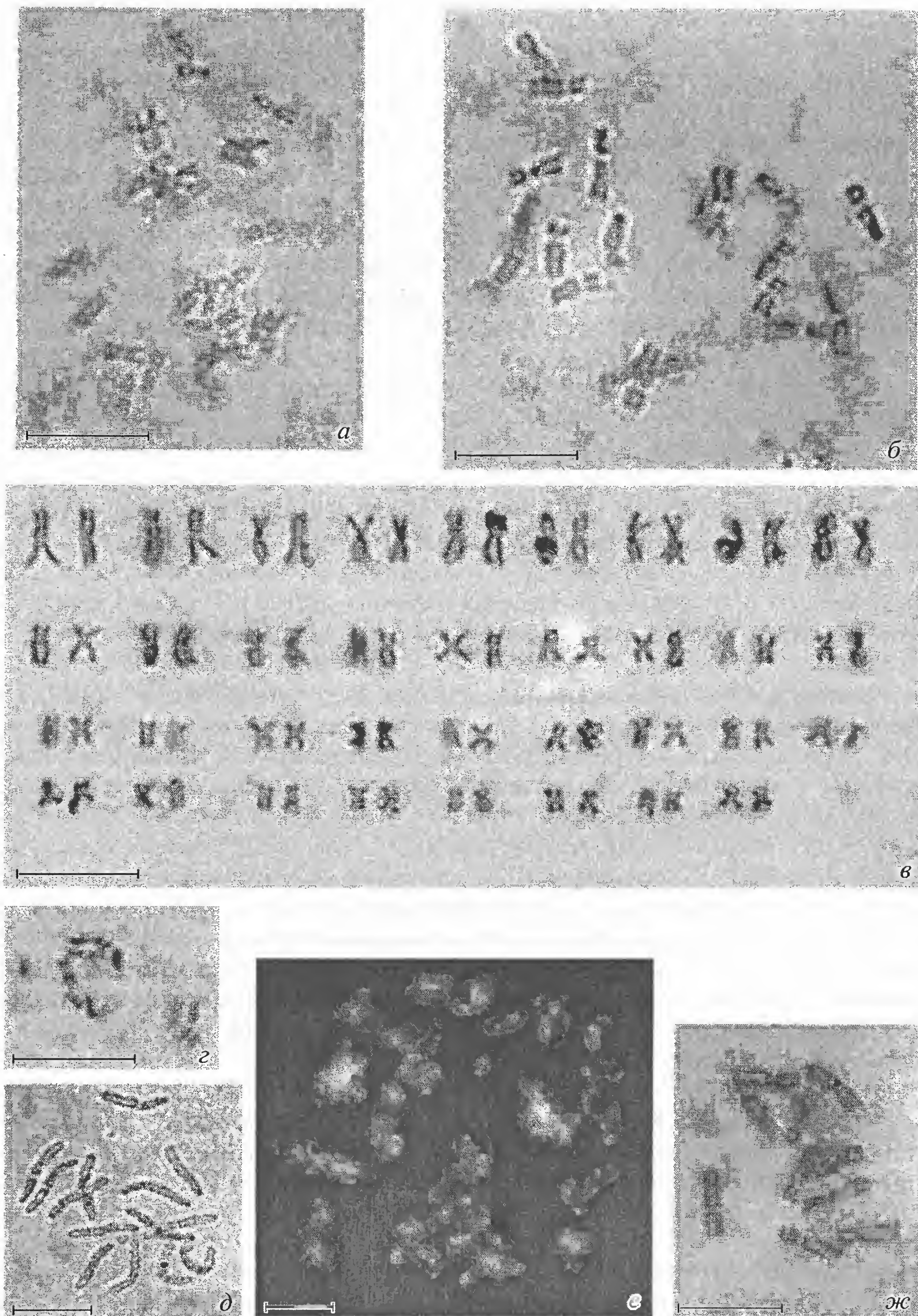


Рис. 2. Метафазные пластинки и кариограмма хромосом видов сем *Poaceae*.

а — *Milium effusum* (2n = 28), *б* — *Anthoxanthum odoratum* (2n = 20), *в* — *Poa schischkinii* (2n = 70), *г* — *P. supina* (2n = 14), *д* — *Hordeum violaceum* (2n = 14), *е* — *Bromopsis inermis* (2n = 56), *ж* — *Anthoxanthum alpinum* (2n = 10). *а*, *д*, *ж* — окраска ацетокармином; *б*—*г* — окраска по Фельгену; *е* — окраска DAPI.

Agrostis canina L., Ленинградская обл., окр. ж.-д. ст. Ладожское озеро, Г. К,* Е. К., Е. П., Н. Т. — **2n = 14** (рис. 1, *и*). Ранее исследовались образцы *A. canina* из Житомирской и Черниговской областей Украины (Вовк, 1972), из Старого Петергофа (Соколовская, 1972) и из Белоруссии (Дмитриева, 2000). Образец, исследованный С. А. Дмитриевой, имел дополнительно одну В-хромосому, во всех остальных случаях 2n = 14 (см., также Соколовская, 1955 — sine loco). *A. canina*, представленная на Пиринейском п-ове, в Центральной Европе, Южной Швеции и Британии, также имеет 14 хромосом. В Скандинавии, Гренландии и на Тайване в ряде случаев отмечены полиплоидные *A. canina* с 2n = 28, 35, 42, 56 (обзор: Болховских и др., 1969; Romero et al., 1986; Majovsky et al., 1987; Romero Garsia, Blanca, 1988; Lövkvist, Hultgård, 1999), их таксономический статус заслуживает проверки.

Agrostis capillaris L. (=*Agrostis tenuis* Sibth.) — Ленинградская обл., заказник Ламмин-Суо; Е. П., Н. Т., Г. К. — **2n = 28** (рис. 1, *з*). Все исследованные ранее экземпляры *A. capillaris* из Европы тоже имели 2n = 28 (обзоры: Болховских и др., 1969; Löve, Löve, 1974; Агапова и др., 1993; см. также: Arohonka, 1982; Romero García, Blanca, 1988; Meerts, Lefebvre, 1989; Сорокин, 1990, 1993; Devesa et al., 1990; Kozuharov, Petrova, 1991; Petrova, Stoyanova, 1998; Lövkvist, Hultgård, 1999).

Avena canariensis Baum — Пушкин, Экспериментальные поля ВИР им. Н. И. Вавилова; исходное место сбора — Канарские острова. Образец любезно предоставлен И. Г. Лоскутовым — **2n = 14** (рис. 1, *о*). Подтверждены сделанные ранее описания числа и морфологии хромосом вида (Baum et al., 1973; Fominaya et al., 1988; Родионова и др., 1994).

Avena pilosa M. B. (=*A. eriantha* Dur.) — Пушкин, Коллекция ВИР; исходное место сбора — Азербайджан. Образец любезно предоставлен И. Г. Лоскутовым — **2n = 14** (рис. 1, *п*). Впервые хромосомное число 2n = 14 для *A. pilosa* (sine loco) было определено A. Nikolaeva (1922) и подтверждено Е. К. Эмме (1930). Ранее исследовались образцы *A. pilosa*, собранные на Кипре (Rajhathy, Dyck, 1963), в Ираке (Leggett, 1998) и в горной Туркмении (Соколовская, Пробатова, 1975), имевшие то же число хромосом.

Avena prostrata Ladiz. — Пушкин, Экспериментальные поля ВИР; исходное место сбора — Испания — **2n = 14** (рис. 1, *р*). Подтверждено сделанное ранее описание числа и морфологии хромосом вида (Ladizinsky, 1971; Родионова и др., 1994).

Helictotrichon pubescens (Huds.) Besser ex Schult. et Schult. f. — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Кышкаджер, опушка соснового леса, 1800 м — А. Р., Е. П., В. Б., Ю. П. — **2n = 14** (рис. 1, *н*). Ранее исследованные образцы этого вида из Красноярского края, Горного Алтая, Ленинградской обл., Нагорного Карабаха, Украины, Латвии, Запад-

* Инициалами здесь и далее обозначены коллекторы: А. Р. — А. В. Родионов, Г. К. — Г. Ю. Конечная, Е. К. — Е. С. Ким, Е. П. — Е. О. Пунина, Н. Т. — Н. Б. Тюпа, С. Б. — С. В. Бондаренко, С. Д. — С. А. Дьяченко, Ю. П. — Ю. М. Пунин.

ной Европы также имели 2n = 14 (обзоры: Болховских и др., 1969; Агапова и др., 1993; см. также: Рудыка, 1986; Сорокин, 1993; Röser, 1997) или 2n = 14 + 0-2В (Сорокин, 1990, 1991; Lövkvist, Hultgård, 1999).

Holcus lanatus L. — Карачаево-Черкессия, пос. Теберда, берег р. Теберды, 1400 м — А. Р., Е. П., В. Б., Ю. П. — **2n = 14** (рис. 1, *м*). Ранее были исследованы растения из Крыма, Кабардино-Балкарии, с о-ва Кунашир, из Белоруссии, Латвии, нескольких точек в Западной Европе (Болховских и др., 1969; Агапова и др., 1993; см. также Majovsky et al., 1987; Пробатова и др., 1989; Сорокин, 1991, 1993; Petrova, Stoyanova, 1998; Lövkvist, Hultgård, 1999), имевшие также 2n = 14. О В-хромосомах в кариотипе вида сообщали ранее (Bosemark, 1957; Böher, Larsen, 1958; Spies et al., 1996; Дмитриева, 2000).

Milium effusum L. — Горный Алтай, гора Сарлык, склон южной экспозиции, кедровый лес — А. Р., Е. П., С. Д. — **2n = 28** (рис. 2, *а*). Типичное для вида, в том числе для алтайских представителей (см. Соколовская, Стрелкова, 1984а), число хромосом. Требуется дополнительное кариосистематическое исследование популяций *M. effusum* Кольского п-ова, у которых найдено 2n = 14 (Соколовская, Стрелкова, 1960).

Trisetum turcicum Chrtek — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, хр. Малая Хатипара, 2800 м — А. Р., Е. П., В. Б., Ю. П. — **2n = 14** (рис. 1, *с*). Новое для вида число хромосом. Ранее был исследован кариотип растений из Армении (окрестности г. Раздана, 1900 м), оказавшихся тетраплоидами — 2n = 28 (Пробатова, Соколовская, 1978).

Zingeria biebersteiniana (Claus) P. Smirn. — Волгоградская обл., окр. пос. Рахинка. — А. Р., Е. П., Н. Т. — **2n = 4**; Волгоградская обл., лиман Пришиб — А. Р., Е. П., Н. Т. — **2n = 4** — Калмыкия — образец любезно предоставлен В. Ф. Маминым (Волгоград, ВНИИ орошаемого земледелия) — **2n = 4** (рис. 1, *б*).

Ранее исследовались образцы *Z. biebersteiniana*, собранные в Астраханской обл. в окрестностях пос. Черный Яр — Г. Е. Сафоновым (Цвелёв, Жукова, 1974; Семенов, Семенова, 1975), в Волгоградской обл. — Н. Б. Беляниной и А. Е. Маценко (Петрова и др., 1991; Bennett et al., 1986) и Л. Ф. Савельевой (Быковский р-н, лиман Тажи — Сорокин, 1991; Сорокин, Пунина, 1992; sine loco — Коцеруба, 2001; Cremonini et al., 2003; Kotseruba et al., 2003). Во всех случаях наблюдали 2n = 4.

Определение А. П. Соколовской (1937) у *Z. biebersteiniana* 2n = 14 ошибочно. В работе S. Bjerkman (1956) под именем *Z. biebersteiniana* (2n = 8) исследован образец *Z. pisidica* (Boiss.) Tutin (=*Z. densior* (Hack.) Chrtek, *Agrostis pisidica* Boiss, *A. densior* Hack. ex Grecescu) из восточной Румынии. Возможно, *Z. pisidica* — синоним *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. (Цвелёв, Болховских, 1965), однако вопрос требует специального изучения.

Zingeria trichopoda (Boiss.) P. Smirn. — Армения, семена собраны и любезно предоставлены нам А. Гукасян — **2n = 8** (рис. 1, *а*). Ранее исследованные образцы из Армении имели 2n = 4 и 8, из Грузии — 2n = 8 (Цвелёв, Болховских, 1965; Соколовская, Пробатова, 1979; Давлианидзе, 1985; Kotseruba et al., 2003; Назарова, Гукасян, 2004). Растения *Z. trichopoda* с 4 и 8 хромосомами требуют специального сравнительного исследования.

†***Poa alpina*** subsp. ***fallax*** F. Hermann — Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Кышкаджер, высокогорное пастбище, 2800 м — А. Р., Е. П., В. Б., Ю. П. — **2n = 28, 35, 42** (рис. 1, *е*) — Тебердинский государственный биосферный заповедник, каменистая осыпь в истоках р. Назылыкол — А. Р., Е. П., В. Б., Ю. П. — **2n = 31—33.** Хромосомные числа для подвида определены впервые. Возможно, тетраплоидные и гексаплоидные *P. alpina* subsp. *fallax* скрещиваются с образованием пентаплоида с последующей утратой одной или двух пар хромосом одного из субгеномов. Второй возможный вариант объяснения численных характеристик кариотипа растений, собранных в истоках р. Назылыкол, — наличие у тетраплоидов нескольких В-хромосом.

P. alpina s. l. относится к видам мятликов, для которых характерна высокая внутривидовая вариабельность по числу хромосом (Steiner et al., 1997). В частности, у ранее исследованных кавказских представителей *P. alpina* были отмечены хромосомные числа 14, 32, 34, 42 (Соколовская, Стрелкова, 1938, 1948б) и 33—35 (Соколовская, Пробатова, 1979). У *P. badensis* subsp. *xerophila* (Br.-Bl.) Kerguélen и *P. badensis* subsp. *molinerii* (Balbis) Duckert-Henriod et Favarger из Швейцарии, близких или идентичных исследованному нами *P. alpina* subsp. *fallax*, выявлены 2n = 14, 39 и 2n = 28—29 соответственно (Duckert-Henriod, Favarger, 1987). Для балканских популяций этого же (?) подвида *P. molinerii* Balbis (=*P. badensis* subsp. *xerophila* var. *multiflora*) описаны кариотипы с 2n = 14 (Strid, Andersson, 1985) и 28 (Stoeva, Kozhuharov, 1984).

Poa angustifolia L. — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Кышкаджер, 2500 м — А. Р., Е. П., В. Б., Ю. П. — **2n = 42** (рис. 1, *ж*). Ранее кариологически изучались только растения этого вида с Сахалина, из Приморского края и из окрестностей г. Харькова. Для них показаны иные хромосомные числа 2n = 56, 63—64, 70—72 (Соколовская, 1960; Петрова, 1968; Соколовская, Пробатова, 1968; Пробатова, Соколовская, 1983; обзоры: Löve, Löve, 1974; Агапова и др., 1993).

****Poa schischkinii*** Tzvel. (=*Arctopoa schischkinii* (Tzvel.) Probat.) — Горный Алтай, Чуйская степь, урочище Актал, берег р. Юстыт — А. Р., Е. П., С. Д. — **2n = 70** (рис. 2, *в*). Это первое определение числа хромосом для вида. Н. Н. Цвелёв (1976) предполагает, что *P. schischkinii* представляет собой гибрид между *P. subfastigiata* Trin. (*A. subfastigiata* (Trin.) Probat.) и *P. tibetica* Munro ex Stapf (=*A. tibetica* (Munro ex Stapf) Probat.). Однако оба этих предположительно родительских вида во всех известных определениях имеют гексаплоидный кариотип 2n = 42 (Соколовская, Стрелкова, 1938, 1948а; Соколовская, Пробатова, 1976а; Рудыка, 1984; Пробатова, Соколовская, 1980). Поэтому более вероятным кажется происхождение *P. schischkinii* в результате гибридизации морфологически близкого *P. schischkinii* — *P. subfastigiata* (2n = 42) и какого-то из 28-хромосомных *Poa* (возможно, ненайденной или исчезнувшей 28-хромосомной расе *P. subfastigiata*), с последующей «вторичной» диплоидизацией гибридного кариотипа.

Poa supina Schrab. — Горно-Алтайская республика, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Акташ, 3000 м — А. Р., Е. П., С. Д. — **2n = 14** (рис. 2, *г*). Ранее на территории

---

† — здесь и далее таким знаком отмечено первое определение для вида (подвида).

России исследовались только образцы *P. supina* из Прибайкалья (пос. Давше) и из Камчатской обл. — в обоих случаях 2n = 14 (Беляева, Сипливинский, 1975; Пробатова, Соколовская, 1984). Скандинавские и альпийские популяции *P. supina* также имеют 2n = 14, иногда с 1—2 В-хромосомами (см. Болховских и др., 1969; Duckert-Henriod, Favarger, 1987; Lövkvist, Hultgård, 1999).

Colpodium versicolor (Stev.) Schmalh. — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, скалистая осыпь у оз. Кыщкаджер, 3000 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 4** (рис. 1, *в*). Ранее исследованы растения этого вида из Нагорного Карабаха (Соколовская, Пробатова, 1977), Южной Осетии (Гвинианидзе, Авазнели, 1982; Davlianidze, Mosulischvili, 1984), Хевсурети (Давлианидзе, 1985). Во всех этих сборах кроме последнего 2n = 4, в последнем случае 2n = 4 + 1В. Единственное сделанное ранее определение числа хромосом у *C. versicolor* из России (Теберда, Большой Зеленчук — 2n = 14 — Тумаджанов, Беридзе, 1968), несомненно, ошибочно.

Несмотря на морфологическое сходство кариотипов *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor*, хромосомные наборы этих видов заметно различаются по рисунку гетерохроматиновых сегментов — в то время как у *Z. biebersteiniana* прицентромерные блоки гетерохроматина хромомицин A_3- и DAPI-позитивны (рис. 1, *а*, *б*, см. также Cremonini et al., 2003), у *C. versicolor* прицентромерные сегменты гетерохроматина по яркости окрашивания АТ- и ГЦ-специфичными флуорохромами не отличаются от эухроматина, что говорит о том, что в отличие от гетерохроматина цингерии Биберштейна они не содержат цитологически регистрируемых количеств ГЦ-богатых последовательностей ДНК и относительно протяженных АТ-богатых последовательностей (см.: Пунина и др., 2000).

Catabrosella variegata **(Boiss.)** Tzvel. (=*Catabrosa variegata* Boiss, *Colpodium variegatum* (Boiss.) Griseb.) — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, высокогорное пастбище, ущелье р. Кышкаджер, 2800 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 10** (рис. 1, *л*). Ранее исследовались образцы, собранные на склонах горы Казбек (Соколовская, Пробатова, 1975), в Средне-Эрманском ущелье в Южной Осетии (Соколовская, Пробатова, 1975) и у Клухорского оз. (2700 м) в Карачаево-Черкессии (Соколовская, Пробатова, 1977). Во всех случаях 2n = 10.

Paracolpodium altaicum (Trin.) Tzvel. (=*Colpodium altaicum* Trin.) — Горно-Алтайская республика, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Акташ, 3000 м — А. Р., Е. П., С. Д. — **2n = 42** (рис. 1, *г*). Подтверждено ранее определенное Соколовской и соавт. (Соколовская, Стрелкова, 1948; Соколовская, Пробатова, 1975) число хромосом для алтайских популяций *P. altaicum* (Алтай, Ойротия, перевал Казаниха).

Festuca ovina subsp. ***ovina*** L. — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Назылыкол, первая надпойменная терраса, 1800 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 14**‡. Подтверждена диплоидность кавказских популяций *F. ovina*: ранее исследованы растения из окрестностей Клухорского оз. (Теберда), Баксанского ущелья, долины р. Терскол, Южной Осетии (Пробатова, Соколовская, 1978), окрестностей г. Кировакан

‡ В определении числа хромосом у этого вида принимала участие В. В. Коцеруба.

в Армении (Назарова, Гукасян, 2004). В Прибайкалье, Томской обл., Саратове, в Горном Алтае, Белоруссии, Центральной Европе встречаются тетраплоидные растения, описываемые как *F. ovina* (Агапова и др., 1993; Šmarda, Koči, 2003; см. также Малахова, Маркова, 1994; Wisskirchen, Haeupler, 1998; Дмитриева, 2000), однако, по-видимому, их надо рассматривать как другой таксон (таксоны) ранга подвида (Šmarda, Koči, 2003).

Phalarideae

Anthoxanthum alpinum A. et D. Love (=*A. nipponicum* Honda, *A. odoratum* subsp. *alpinum* (A. et D. Love) B. Jones et Meld.) — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Кышкаджер, верхняя граница альпийского пояса, 2800 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 10** (рис. 2, *ж*); Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, хр. Малая Хатипара, 2500 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 10**. Типовое для вида число хромосом (иногда изменяемое за счет 1—4 В-хромосом), выявленное многократно (Болховских и др., 1969; Löve, Löve, 1968, 1974; Majovsky et al., 1987; Агапова и др., 1993; Назарова, Гукасян, 2004), впервые показанное для тебердинских *A. alpinum* А. Ю. Магулаевым (1976).

Anthoxanthum odoratum L. — Архангельская обл., Онежский п-ов, окр. с. Пурнема, луг у дороги на Нижмозеро около Вороньего ручья — А. Р. — **2n = 20;** окр. с. Пурнема, южный склон горы Каменихи — А. Р. — **2n = 20** (рис. 2, *б*). Типовое для вида число хромосом, показано впервые для популяций *A. odoratum* Русского Севера (побережье Белого моря), что может быть существенным для дальнейшего определения границ распространения арктических популяций *A. alpinum* A. et D. Love (=*A. odoratum* subsp. *alpinum* (A. et D. Love) B. Jones et Meld. и *A. odoratum* subsp. *odoratum* L.) (Felber, 1986; Агапова и др., 1993; Lövkvist, Hultgård, 1999).

Phleeae

Alopecurus ponticus C. Koch (=*A. sericeus* Albov) — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Кышкаджер, верхняя граница альпийского пояса, каменистый склон, 2900 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 14** (рис. 1, *д*). Ранее исследованы кариотипы растений этого вида, собранные на горе Эльбрус, в Южной Осетии (Соколовская, Пробатова, 1974), Кабардино-Балкарии и у Клухорского оз. в Карачаево-Черкессии (Пробатова, Соколовская, 1978) — во всех случаях число хромосом 2n = 14.

Alopecurus glacialis C. Koch — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, хр. Малая Хатипара, 2800 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 56**. Ранее октоплоидную природу кариотипа у этого вида (sine loco) наблюдала только О. С. Стрелкова (1938). Образцы, собранные на горе Арагац в Армении (Восканян, 1974), в Южной Осетии у оз. Дзуар-Цад (Гвинианидзе, Авазнели, 1982) были гексаплоидами (2n = 42). Для подвида *A. glacialis* subsp. *tuscheticus* (Trautv.) Tzvel. (=*A. tuscheticus* Trautv.) показаны хромосомные числа 2n = 42 (Соколовская, Пробатова, 1974) и 2n = 28 (Гагнидзе и др., 1998).

Н. Н. Цвелёв (1976) считает, что *A. brevifolius* Grossh. — это синоним *A. glacialis* и *A. vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth. Однако В. Е. Восканян (1978) нашел у *A. brevifolius* (Массив Арагац, Армения, 3800 м) только 2n = 14, что значительно меньше, чем у высокополиплоидных рас *A. glacialis*. Имеющиеся сведения о хромосомной композиции *A. vaginatus* не исключают того, что *A. vaginatus* и *A. brevifolius* — синонимы, однако вопрос требует специального исследования: до сих пор кариотип 2n = 14 был найден только у представителей *A. vaginatus* из окрестностей Никитского ботанического сада (Ялта, Крым) (Петрова, 1968), в то время как образцы этого вида, собранные на Большом Кавказском хр., имели 2n = 32 (Соколовская, Стрелкова, 1948б), а растения с Памира — 2n = 56 (Соколовская, Стрелкова, 1938).

Meliceae

Melica transsilvanica Schur — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Кышкаджер, каменистый склон, 1600 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 18** (рис. 1, *к*) — единственное известное для вида, в том числе для кавказских представителей, число хромосом (Болховских и др., 1969; Majovsky et al., 1987; Агапова и др., 1993; Гагнидзе и др., 1998; Назарова, Гукасян, 2004, и др.).

Bromeae

Anisantha tectorum (L.) Nevski (=*Bromus tectorum* L.) — берег р. Волга у Мамаева кургана, г. Волгоград — А. Р., Е. П., Н. Т. — **2n = 14**. Это же число хромосом ранее показано для карпатских, крымских, кавказских, тянь-шанских, гималайских, скандинавских, среднеевропейских, пиринейских, дальневосточных популяций *A. tectorum* (Sánchez Anta et al., 1988; Moinuddin et al., 1994; см. также Болховских и др., 1969; Majovsky et al., 1987; Агапова и др., 1993; Назарова, Гукасян, 2004; Wisskirchen, Haeupler, 1998; Lövkvist, Hultgård, 1999), и, в частности, для *A. tectorum* из окрестностей оз. Эльтон (Нижнее Поволжье) (Титова, 1935).

Bromopsis inermis (Leys.) Holub — Волгоградская обл., окрестности лимана Цаца — А. Р., Е. П., Н. Т. — **2n = 56** (рис. 2, *е*). Такой же (наиболее характерный для вида) уровень плоидности показан для популяций *B. inermis* из Тувы, с Сахалина, Камчатки, из Эстонии, Белоруссии и Украины (Прокудин и др., 1971; Роос, 1975; Соколовская, Пробатова, 1976а; Дмитриева, 2000). В Туве и на Горном Алтае выявлены тетраплоиды (2n = 28) (Роос, 1975; Пробатова, Соколовская, 1980).

Triticeae

Hordeum violaceum Boiss. et Huet (=*H. brevisubulatum* supsp. *violaceum* (Boiss. et Huet) Tzvel.) — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Назылыкол, первая надпойменная терраса, опушка соснового леса, 2100 м — А. Р., Е. П., С. Б., Ю. П. — **2n = 14** (рис. 2, *д*). Все ранее исследованные образцы этого вида (обзоры: Болховских и др., 1969; Агапова и др., 1993; см. также Jensen, Wang, 1991; Jensen, 1993), в том числе тебердинские экземпляры вида (Трофимовская, Кобылянский, 1964), имели 2n = 14.

Благодарности

Авторы благодарны Н. Н. Цвелёву за консультации и неоценимую помощь в определении образцов, Д. Салпагарову, А. Шмакову, А. фон Боку, В. Храмцову, З. и С. Соловецким, Г. Конечной, И. Лоскутову, Е. Ким, С. Бондаренко, Ю. Пунину, С. Дьяченко за поддержку и помощь в сборе образцов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49477).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений. Л., 1988. 62 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Т. 2. СПб., 1993. 429 с.

Беляева В. А., Сипливинский В. Н. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов байкальской флоры // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 6. С. 864—872.

Болховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И., Матвеева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 928 с.

Восканян В. Е. Экология и числа хромосом некоторых видов высокогорных растений г. Арагац // Биол. журн. Армении. 1974. Т. 27. № 6. С. 64—69.

Восканян В. Е. Об экологии и числах хромосом растений верхней части альпийского и субнивального поясов горы Арагац // Биол. журн. Армении. 1978. Т. 31. № 10. С. 1085—1090.

Гагнидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н., Данелия И. М., Чурадзе М. В. Хромосомные числа видов флоры Грузии // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 143—147.

Гвинианидзе З. И., Авазнели А. А. Хромосомные числа некоторых представителей высокогорных флористических комплексов Кавказа // Сообщ. АН Груз. ССР. 1982. Т. 106. № 3. С. 577—580.

Давлианидзе М. Т. Числа хромосом представителей семейств *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*, *Paeoniaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* флоры Грузинской ССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 698—700.

Дмитриева С. А. Кариология флоры Белоруссии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 2000. 40 с.

Коцеруба В. В. Цитогенетическая особенность *Zingeria biebersteiniana* // Цитология. 2001. Т. 43. № 2. С. 178—181.

Магулаев А. Ю. Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа // Флора Северного Кавказа. Ставрополь, 1976. С. 51—62.

Малахова Л. А., Маркова Г. А. Числа хромосом цветковых растений Томской области. Однодольные // Бот. журн. 1994. Т. 79. №7. С. 134—135.

Навашин М. С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. М., 1936. 87 с.

Назарова Э. А., Гукасян А. Г. Числа хромосом цветковых растений флоры Армении. Ереван, 2004. С. 1—171.

Петрова О. А. Хромосомный состав некоторых злаков флоры Украины в связи с условиями их произрастания // Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков, 1968. С. 37—39.

Петрова Т. Ф., Кулинич А. В., Абрамова В. М. Модельный генетический объект *Zingeria biebersteiniana* (2n = 4) в культуре *in vivo* и *in vitro* // Докл. АН СССР. 1991. Т. 319. № 4. С. 989—991.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Хромосомные числа и таксономия некоторых злаков Кавказа // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1121—1131.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. К кариосистематическому изучению злаков Горного Алтая // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 509—520.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом // Бот. журн. 1983. Т. 12. С. 1683—1684.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом представителей семейств *Butomaceae*, *Papaveraceae* и *Poaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 410—412.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир и Курильских островов // Бот. журн. 1989. Т. 79. С. 1675—1678.

Прокудин Ю. Н., Вовк А. В., Петрова О. А. и др. Злаки Украины. Киев, 1971. 517 с.

Пунина Е. О., Мякошина Ю. А., Ефимов А. М., Родионов А. В. Карты хромосом растений семейства *Trilliaceae*: Нуклеотидный состав гетерохроматина и локализация 18S-26S рРНК-генов париса четырехлистного (*Paris quadrifolia* L.) // Генетика. 2000. Т. 36. № 5. С. 673—677.

Родионова Н. Г., Солдатов В. Н., Мережко В. Е. и др. Овес // Культурная флора. 1994. Т. II. Ч. 3. 368 с.

Роос А. В. Хромосомные числа некоторых видов злаков // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 6. С. 860—863.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1699—1700.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Alliaceae*, *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Poaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1425—1427.

Семенов В. И., Семенова Е. В. Дифференциальная окраска *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. в митозе и мейозе // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1975. Т. 3. № 15. С. 80—84.

Соколовская А. П. Кариогеографическое исследование рода *Agrostis* L. // Бот. журн. 1937. Т. 22. № 5. С. 457—480.

Соколовская А. П. Величина пыльцевых зерен и числа хромосом у некоторых арктических видов злаков // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 6. С. 850—853.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: исследование флоры о. Сахалин // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1960. Т. 21. № 4. С. 40—58.

Соколовская А. П. Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. наук. 1972. Т. 21. № 2. С. 56—63.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 1737—1743.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1974. Т. 21. № 4. С. 62—67.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 5. С. 667—678.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов // Бот. журн. 1976а. Т. 61. № 3. С. 384—393.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. 1976б. Т. 61. № 7. С. 969—973.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1143—1153.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. журн. 1979. Т. 64. № 9. С. 1245—1258.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая // Докл. АН СССР. 1938. Т. 21. № 1—2. С. 68—71.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов: Исследование флоры Алтая // Учен. зап. Пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1948а. № 66. С. 179—193.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов: Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта // Учен. зап. Пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1948б. № 66. С. 195—216.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 369—381.

Сорокин С. Н. Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* Северо-Запада европейской части СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 8. С. 1185.

Сорокин С. Н. Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* европейской части СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1331—1332.

Сорокин С. Н. Кариосистематическое исследование некоторых представителей трибы *Aveneae* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 36—47.

Сорокина С. Н., Пунина Е. О. О кариосистематике *Zingeria biebersteiniana* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 75—79.

Стрелкова О. С. Кариосистематический очерк рода *Alopecurus* L. // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1938. № 6. С. 135—153.

Титова Н. Н. Поиски растительной дрозофилы // Сов. ботаника. 1935. № 2. С. 61—67.

Трофимовская А. Я., Кобылянский В. Д. Классификация дикорастущих ячменей применительно к задачам селекции // Тр. по прикл. ботан., генет., селек. 1964. Т. 36. № 1. С. 53—88.

Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К. К кариогеографическому изучению представителей верхнеальпийской аднивальной флоры Большого Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 58—68.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н., Болховских З. В. О роде Цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*) (карио-систематическое исследование) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1317—1320.

Цвелёв Н. Н., Жукова П. Г. О наименьшем основном числе хромосом в семействе *Poaceae* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 2. С. 265—269.

Эмме Е. К. Кариосистематические исследования секции *Eu-Avena* Griseb. // Тр. Всес. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству (1929 г.). Л., 1930. Т. 2. С. 585—586.

Arohonka T. Chromosome counts of vascular plants of the island Seili in Nauvo, southwestern Finland // Turun Yliopiston Julkaisuja. Sarja A II, Biol. Geogr. 1982. Vol. 3. P. 1—12.

Baum B. R., Rajhathy T., Sapson D. R. An important new diploid *Avena* species discovered on the Canary Islands // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 759—762.

Bennett M. D., Smith J. B., Seal A. G. The karyotype of the grass *Zingeria biebersteiniana* (2n = 4) by light and electron microscopy // Can. J. Genet. Cytol. 1986. Vol. 28. P. 554—562.

Bjerkman S. O. Zingeria biebersteiniana (Claus) P. Smirn. — one more grass species with the chromosome number 2n = 8 // Svensk Bot. Tidskr. 1956. Vol. 50. P. 513—515.

Bosemark N. O. Further study of accessory chromosomes in grasses // Hereditas. 1957. Vol. 43. P. 236—298.

Böher T. W., Larsen K. Geographical distribution of initiation of flowering, growth habit, and other characters in *Holcus lanatus* L. // Bot. Notiser. 1958. Vol. 111. S. 289—300.

Cremonini R., Ruffini Castiglione M., Grif V. G. et al. Chromosome banding and DNA methylation patterns, chromatin organization and nuclear DNA content in *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirnov // Biol. Plant. 2003. Vol. 46. P. 543—550.

Davlianidze M., Mosulischvili M. Numeris chromosomatum de plantis nonnulis *Gramineae* florae Georgiae // Nodul. Syst. Geogr. Inst. Bot. Thbilissiensis. 1984. Fasc. 40. P. 68—72.

Devesa J. A., Ruiz T., Ortega A. et al. Contribución al conocimiento cariológico de las *Poaceae* en Extremadura (Espana) — I // Bol. Soc. Broteriana. Ser. 2. 1990. Vol. 60. P. 29—66.

Duckert-Henriod M. M., Favarger C. Contribution à la cytotaxonomie et à la cytogéographie des *Poa* (*Poaceae* = *Gramineae*) de la Suisse // Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. Akad. Naturwis. 1987. Vol. 100. S. 1—130.

Felber F. Distribution des cytodèrmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes-Jura // Bot. Helv. 1986. Vol. 96. P. 145—158.

Fominaya A., Vega C., Ferrer E. Giemsa C-banded karyotypes of *Avena* species // Genome. 1988. Vol. 30. P. 627—632.

Jensen K. B. Cytogenetics of *Elymus magellanicus* and its intra- and inter-generic hybrids with *Pseudoroegneria spicata*, *Hordeum violaceum*, *E. trachycaulus*, *E. lanceolatus* and *E. glaucus* (*Poaceae*: *Triticeae*) // Genome. 1993. Vol. 36. P. 72—76.

Jensen K. B., Wang R. R. Cytogenetics of *Elymus caucasicus* and *Elymus longearistatus* (*Poaceae*: *Triticeae*) // Genome. 1991. Vol. 34. P. 860—867.

Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A. Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingeria trichopoda* (2n = 8) // Genome. 2003. Vol. 46. P. 156—163.

Kozuharov S. I., Petrova A. V. Chromosome numbers of Bulgarian angiosperms // Fitologija. 1991. Vol. 39. P. 72—77.

Ladizinsky G. Avena prostrata: a new diploid species of oat // Israel J. Bot. 1971. Vol. 20. P. 297—301.

Leggett J. M. Chromosome and genomic relationships between the diploid species *Avena strigosa*, *A. eriantha*, and the tetraploid *A. maroccana* // Heredity. 1998. Vol. 80. P. 361—363.

Löve Å., Löve D. The diploid perennial *Anthoxanthum* // Sc. Islandica. 1968. Anniversary Volume. P. 26—30.

Löve Å., Löve D. Cytotaxonomical Atlas of the Slovenian Flora. Lehre, 1974. 1241 p.

Lövkvist B., Hultgård U.-M. Chromosome numbers in south Swedish vascular plants // Opera Botanica. 1999. Vol. 137. P. 1—42.

Majovsky J., Murin A., Ferakova V. et al. Karyotaxonomicky pherl'ad flory Slovenska. Bratislava, 1987. 436 p.

Meerts P., Lefebvre C. Observations génécologiques sur une population hybridée d'*Agrostis capillaris* L. et *A. stolonifera* L. // Bull. Soc. Bot. Belg. 1989. T. 122. P. 161—169.

Moinuddin M., Vahidy A. A., Ali S. I. Chromosome counts in *Arundinoideae*, *Chloridoideae*, and *Poideae* (*Poaceae*) from Pakistan // An. Missouri Bot. Gard. 1994. Vol. 81. P. 794—791.

Nikolaeva A. Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung *Avena* // Zeitschr. indukt. Abstamm. Verebungslehre. 1922. Bd 29. H. 3—4. S. 209—210.

Petrova A., Stoyanova K. Mediterranean chromosome number reports 8 (941—960) // Flora Mediterranea. 1998. Vol. 8. P. 251—262.

Rajhathy T., Dyrck P. L. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena*. II. The karyotype of *A. pilosa* // Can. J. Genet. Cytol. 1963. Vol. 5. P. 175—179.

Romero A. T., Blanca Lopez G., Morales Torres C. El complejo de *Agrostis canina* L. (*Poaceae*) en la peninsula Iberica // Anal. Jard. Bot. Madrid. 1986. Vol. 43. P. 47—55.

Romero García A. T., Blanca G. Contribución al estudio cariosistemático del género *Agrostis* L. (*Poaceae*) en la península Ibérica // Bol. Soc. Broter. Ser. 2. 1988. Vol. 61. P. 81—104.

Röser M. Ecogeography of *Helictotrichon* (*Poaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 203. P. 181—281.

Schweizer D. Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI // Chromosoma. 1976. Vol. 58. P. 307—324.

Schweizer D., Ambros P. F. Chromosome banding // Methods in Molecular Biology, New York, 1994. Vol. 29. P. 97—112.

Šmarda P., Koči K. Chromosome number variability in Central European members of the *Festuca ovina* and *F. pallens* group (Sect. *Festuca*) // Folia Geobot. 2003. Vol. 38. P. 65—95.

Spies J. J., Spies S. K., van Wyk S. M. C. et al. Cytogenetic studies in some representatives of the subfamily *Pooideae* (*Poaceae*) in South Africa. 1. The tribe *Aveneae*, subtribe *Aveninae* // Bothalia. 1996. Vol. 26. P. 53—61.

Steiner A. M., Heidenreich S. C., Schwarz P. Verification of varieties of alpine meadow-glass (*Poa alpina* L.) — floret morphology, chromosome number and single storage protein electrophoresis // Plant Varieties and Seeds. 1997. Vol. 10. P. 129—144.

Stoeva M. P., Kozhuharov S. I. Population structure and evolutionary trends in section *Bolboforum* Aschers. et Graebn. of genus *Poa* L. I. *Poa badensis* aggr. // Fitologija. 1984. Vol. 27. P. 3—23.

Strid A., Andersson I. A. Chromosome numbers of Greek mountain plants. An annotated list of 115 species // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1985. Bd 107. S. 203—228.

Wisskirchen R., Haeupler H. Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Stuttgart, 1998. 765 s.

SUMMARY

The chromosome numbers have been determined in *Agrostis canina* L. (**2n = 14**), *A. capillaris* L. (=*Agrostis tenuis* Sibth.) (**2n = 28**), *Avena pilosa* M. B. (=*Avena eriantha* Dur.) (**2n = 14**), *A. canariensis* Baum (**2n = 14**), *A. prostrata* Ladiz. (**2n = 14**), *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Besser ex Schult. et Schult. f. (**2n = 14**), *Holcus lanatus* L. (**2n = 14**), *Milium effusum* L. (**2n = 28**), *Trisetum turcicum* Chrtek (**2n = 14**), *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. (**2n = 4**), *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. (**2n = 8**), *Poa alpina* subsp. *fallax* F. Hermann (**2n = 28, 35, 42 и 2n = 31—33**), *P. angustifolia* L. (**2n = 42**), *P. schischkinii* Tzvel. (=*Arctopoa schischkinii* (Tzvel.) Probat.) (**2n = 70**), *P. supina* Schrab. (**2n = 14**), *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (**2n = 4**), *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel. (=*Catabrosa variegata* Boiss, *Colpodium variegatum* (Boiss.) Griseb.) (**2n = 10**), *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel. (=*Colpodium altaicum* Trin.) (**2n = 42**), *Festuca ovina* subsp. *ovina* L. (**2n = 14**), *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve (=*A. nipponicum* Honda, *A. odoratum* subsp. *alpinum* (A. et D. Löve) B. Jones et Meld.) (**2n = 10**), *A. odoratum* L. (**2n = 20**), *Alopecurus ponticus* C. Koch (=*Alopecurus sericeus* Albov) (**2n = 14**), *A. glacialis* C. Koch (**2n = 56**), *Melica transsilvanica* Schur (**2n = 18**), *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (=*Bromus tectorum* L.) (**2n = 14**), *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (**2n = 56**), *Hordeum violaceum* Boiss. et Huet (=*Hordeum brevisubulatum* subsp. *violaceum* (Boiss. et Huet) Tzvel.) (**2n = 14**).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Г. П. Яковлев

Р. В. Камелин. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Изд-во «АзБука», 2004. 226 с.

G. P. YAKOVLEV. *R. V. KAMELIN.* LECTURES ON PLANT SYSTEMATICS. CHAPTERS OF THEORETICAL PLANT SYSTEMATICS. «AZBUKA», BARNAUL, 2004. 226 P.

С.-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
Поступила 12.12.2005

Замысел рецензируемой книги, как пишет сам ее автор, возник в процессе чтения спецкурса для студентов Санкт-Петербургского государственного университета, специализирующихся в области систематики и флористики. По сути это учебное пособие, хотя на нем и отсутствует гриф соответствующих организаций. Появление книги Р. В. Камелина особенно важно в наше время, поскольку число систематиков классических школ заметно уменьшается.

Достоинство книги в том, что в ней излагаются детали «высокой (!) систематической кухни», которая познается лишь путем самостоятельной работы. Авторские особенности заключаются в стиле, в языке и, главное, в подходе к обсуждению проблем систематики. Советую прочесть книгу не только систематикам, но и ботаникам других направлений и составить собственное о ней суждение. Она в высокой степени познавательна и требует персонального размышления о сказанном в ней.

Профессиональные ботаники-систематики, даже очень крупные, редко или вообще никогда не обращались к обсуждению теоретических вопросов систематики. Список «исключений», помимо самого Камелина, среди российских ученых ограничивается в основном именами С. И. Коржинского, В. Л. Комарова, М. Г. Попова, А. Л. Тахтаджяна, А. К. Скворцова, Н. Н. Цвелёва, С. В. Юзепчука и немногих других. Почти как исключение в дополнение к этому списку, Камелин указывает на Э. Л. Регеля и А. И. Введенского, у которых есть по одной теоретической работе. Замечу, правда, что у последнего, систематика многим не равного, наиболее яркий пример в этой единственной его теоретической работе касается зоологических объектов. Между тем зоологи, выполнив 1—2 монографические обработки, охотно обобщают и теоретизируют. С другой стороны, Чарлз Дарвин в свое время весьма ядовито заметил, что чрезмерное занятие систематикой притупляет способности. Правда, добавляет он, речь идет о выдающихся систематиках. Камелин более сдержан в оценках и объясняет нежелание ботаников-систематиков теоретизировать особенностями их работы: «Обыденная рутинная работа систематиков протекает далеко от злободневных вопросов теории, а говоря более точно, и вне большинства из них».

Дабы представить перечень затронутых в книге вопросов приведу ее оглавление с минимальными комментариями. Это, прежде всего, — «Размышления о предмете и методах систематики растений», «Систематика как наука и как искусство», «От образов к признакам» и «Географо-морфологический метод систематики растений». Эти 4 раздела представляются мне наиболее авторскими и личностными. Последующие главы более академичны. Это: «База работы систематики растений», «Источники информации в систематике растений», «Единицы биологической систематики. Таксоны. Ранг таксона», «Системы, их типы и графическое воплощение». Затем вновь идут оригинальные разделы: «Особенности эволюционного процесса у растений», «Теория эйдологических единиц», «Филогения. Палеоботаника и геносистематика», «...Судьба систематики растений». Рассуждения о филогении и систематике особо значимы сейчас в силу того, что подобно волне «новой морфологии» 1930—1940-х годов появилась по сути волна «новой систематики», претендующей на нечто параллельное и независимое от систематики классической.

Имя Р. В. Камелина в ботанических кругах общеизвестно. Все же несколько слов об авторе. В послесловии к книге, касающемся личности Р. В. Камелина, сказано: «...ведущий ботаник России, заведующий..., президент Русского ботанического общества и т. д.». И со всем этим любой читающий ботаник согласится безоговорочно, но лучше всего автора «Лекций...» характеризует один небольшой отрывок из предисловия к книге, меня поразивший. «Эта книга не могла бы появиться, если бы я... долгие годы не работал в Гербарии БИН РАН..., в той особой атмосфере, где на разного рода ночных дежурствах еще можно ощутить, как по этажам Гербария бродят души тех, кто навечно остался в этой крупнейшей в России гербарной сокровищнице...». Это, наверное, и дает Камелину большие права в написании книги. И уже от себя скажу, идея постоянно прослеживается в книге Камелина, обращаясь к молодому поколению систематиков: стремитесь сюда, любите это великое место, смотрите на портреты великих, вывешенные на стенах хранилища. Ибо это одно из относительно немногих мест в России, где можно приобщиться к высокой систематике и обрести необходимую «школу».

Систематика, согласно суждению Камелина, метанаука, т. е. некий раздел знаний, пронизывающий многие науки, естественные по природе исследуемых объектов. Это, как полагает Рудольф Владимирович, идет еще от Линнея, от его «Философии ботаники». Кстати, линнеевские построения проходят красной нитью во многих разделах книги при обсуждении различных теоретических аспектов систематики. Мнение Камелина о термине «биоразнообразие», напротив, несколько скептическое, но я полагаю, что это происходит от частого жонглирования этим термином перед «непосвященными» с различными, подчас не вполне научными целями.

В «Размышлениях о предмете...» Р. В. Камелин принимает классическое определение систематики растений: «Систематика растений — это наука о разнообразии растений, его классификации и эволюции». Более точного и краткого определения, пожалуй, не дашь.

По мнению Р. В., систематика складывается из двух важнейших разделов. Это, во-первых, классификация разнообразия организмов (таксономия) и, второй, филогения (может быть лучше филогенетика. — *Г. Я.*) растений или вообще организмов. Книга фактически посвящена анализу различных проблем двух этих основополагающих разделов. Примерно треть ее, может быть, чуть больше — обсуждение вопросов и деталей практической систематики. Эта часть мне показалась наиболее интересной, но, возможно, части читающей научной публики, особенно молодежи, оставшиеся две трети покажутся более значимыми. Представления о филоге-

нии весьма различаются у разных авторов и в разных школах. Рудольф Владимирович полагает и приводит соответствующие выдержки из «Философии ботаники», что первые, пусть архаичные, «филогенетические наметки» есть уже у Линнея и доводит рассмотрение этой темы до основателя кладистики Вилли Хеннинга, претендующего на роль создателя новой филогенетической систематики. Если все же говорить по сути, то никакой новой систематики нет. Речь может идти лишь об особом методе или подходе, если хотите, который дополняет классическую систематику, но ничего не отменяет. Хочу заметить, что параллельно и независимо, или даже ранее, новый подход разрабатывался в России ботаником И. С. Виноградовым. У него названия ряда публикаций конца 1940-х—начала 1950-х годов начинались словами «Новые принципы систематики...». Увы, будучи опубликованными в провинциальных российских изданиях, идеи Виноградова, во многом перекликающиеся с положениями, позднее выдвинутыми Хеннингом, так и не стали достоянием научного сообщества. Они забыты сейчас даже в России. А жаль!

«Я принадлежу к той школе, ... пишет Камелин, ...для которой объекты систематики — это расы (виды и подвиды...)». (Виды или подвиды! Видите, как легко снимает Р. В. проблему старинной и бесплодной дискуссии между дробителями и укрупнителями. — *Г. Я.*). «Расы — реальные, природные, существующие как целое, объективно, независимо от нас, образования». «...Их отражение возможно через образы (хотя любой образ — это субъективное представление)». И эта «школа» — «комаровская».

Камелин пишет прежде всего о «комаровской» школе, которая сложилась в Ботаническом институте (БИН) РАН им. В. Л. Комарова на протяжении работы нескольких поколений выдающихся ботаников, и характеризует особенности их работы. Существеннейшее для них — раса, независимое от исследователя-систематика «образование», однако восприятие ее, т. е. расы — образное. Образное видение, по мнению Р. В. Камелина, является основой систематики как практической науки. Искусство работать образно на первых этапах познания той или иной группы делает систематика систематиком. «Я говорю о хорошем систематике», пишет Камелин, «ибо плохой систематик — не систематик». Эта образность восприятия, с другой стороны, позволяет узнавать объект в природе и дает основу для всех последующих действий исследователя. Это тем более важно, что чем более «современными» методами пользуются специалисты, тем далее они нередко уходят от реальных образов объектов. Тут я приведу высказывание одного из крупных современных ботаников М. Г. Пименова, который, делясь впечатлениями о последнем XVII (Венском) Международном ботаническом конгрессе, произнес примерно следующее: «Все постеры, увиденные мною, — лес ДНК-кладограмм, но растений, которые авторы обсуждают, они часто не знают». А как вообще можно рассуждать о филогении или систематике, не зная объекта обсуждения, зная лишь отдельные признаки, даже если это касается ДНК-последовательностей.

Итак, в начале практической работы систематика над той или иной группой (очень хороши у Р. В. рассуждения о причинах, побуждающих систематика заняться этой конкретной группой) формируется некая серия образов об объектах обработки. Любому систематику этап формирования образов знаком и, пожалуй, самый «драматический», поскольку последующие этапы более определяются «техникой» исследователя. «Пусть природа этих образов не вполне ясна, туманна, но она позволяет отвлечься от бесконечного индивидуального многообразия...». «...Образ при этом — ... наше отображение объекта ...Именно поэтому систематика на долгие годы еще будет искусством, как бы ни развита была ее теория и сколько бы тонкой не стала ее практика». Разумеется, речь идет о практической систематике.

Камелин совершенно прав, утверждая, что ценнейшие качества профессионального систематика «глаз и интуиция», т. е. некое личное дарование, изначально заложенное, но обязательно нуждающееся в развитии, «в школе». Цитата из книги: «Я пришел в систематику из флористики и ботанической географии и учился... как... делала большая часть систематиков, — наблюдая за тем, как работают... авторитетные систематики... И довольно скоро я дозрел до мысли, что систематика в своей обыденной деятельности... скорее, мастерство, и даже искусство... Наблюдай за работой сам, подражая мастерам, и постоянно соображай, как сделать лучше». В качестве небольшой ремарки замечу, что учителями у Р. В. были Б. К. Шишкин, М. М. Ильин, А. И. Введенский, Ан. А. Федоров, А. Г. Борисова, А. Н. Пояркова, В. П. Бочанцев и целый ряд других. «Глаз» систематика проявляется прежде всего в поле, хотя бы в том, чтобы найти что-то необычное.

От образов систематик переходит к признакам, и здесь Р. В. реабилитирует типологический подход, который неоднократно объявлялся архаичным и изжившим себя, но по сути используется в большинстве систематических работ, хотя бы на начальном этапе исследования. А ведь иначе нельзя: объекты должны быть типологически определены и их признаки типологически проанализированы. Это в крайнем упрощении и есть типологический метод. Я не берусь судить прав ли Р. В., но, по его мнению, широкое использование типологического подхода в систематике растений определенным образом отличает ее от систематики животных. Теперь цитата из Камелина: «...кое-кто... стремится к бесконечному увеличению признаков, характеризующих объект, желательно существенных (полагаю, не всегда существенных — вспомните многие фенетические системы, где все признаки объявляются равноценными, так называемый, „адансоновский" принцип. — *Г. Я.*), а кто-то сводит существо объекта только к дифференциальным признакам... В первом тупике уже погибла претендовавшая на „новую" нумерическая систематика 1960—1970-х годов, во втором барахтается „новая" же филогенетическая систематика-кладистика».

Пожалуй, я не соглашусь со столь жесткими оценками фенетического и кладистического подходов, да и сам Р. В. в ряде других разделов своей книги признает конструктивность использования соответствующих методик для нужд классической систематики. Роль этих подходов во многом ныне очевидна и они имеют право на существование и использование в систематике, но естественно не заменяют и не отменяют все другие подходы.

Выстроив логический ряд раса—образ—признаки, Р. В. переходит к обсуждению географо-морфологического метода. Если принять понятие морфологии в широком плане, включая и микроморфологию и «deep morphology», а к географии растений, хотя бы условно, отнести и экологию, то возможности метода становятся вполне понятными. В основе географо-морфологического метода лежат, согласно Камелину, 2 важнейших постулата: первый — вид—объективная реальность (смотрите ниже его суждение о таксонах более высокого ранга), природная раса, существующая в определенном пространстве... ареал вида (расы) — столь же существенная характеристика, как и комплекс морфологических особенностей, отличающий его от других видов. Второй постулат — ареал вида и экология вида-расы... — определяют обособление вида от близкородственных видов, занимающих иные ареалы или иные по условиям среды обитания части одной территории. Разумеется, современные систематики растений, работающие географо-морфологическим методом, вкладывают в основание своих работ и некоторые другие положения, но в конечном итоге главенствующими являются 2 названных постулата.

Географо-морфологический метод, согласно мнению Р. В., был разработан двумя ботаническими школами: австро-венгерской и российской (А. Кернер, С. И. Кор-

жинский, Р. Веттштейн, В. Л. Комаров, позднее М. Г. Попов и С. В. Юзепчук). Р. В. обсуждает основные этапы становления и развития этого главнейшего метода практической систематики растений и анализирует некоторые работы русской школы. У Комарова это прежде всего обобщающая работа «Учение о виде у растений» (1945). Ботаники старшего поколения помнят блестящую статью Юзепчука «Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во „Флоре СССР"» (Проблемы вида в ботанике. 1958. Т. 1. С. 130—204).

Работы М. Г. Попова, одного из выдающихся умов российской науки первой половины XX в., всегда казались мне стоящими несколько обособленно от магистрального пути развития систематики, хотя бы потому, что М. Г. прежде всего был ботанико-географом (сам он, как говорили, называл себя флорогенетиком). Р. В. своевременно напомнил нынешнему поколению ботаников о двух важнейших работах Попова. Одна из них, возможно, в этом плане важнейшая: «О применении ботанико-географического метода в систематике растений (на примере рода *Onosma*)» (1950). Попов пишет: «Ради... стандартизации и универсализации метода (географо-морфологического) я вношу конкретное предложение... создавать дробное, т. е. детальное районирование земли, и, согласно единицам этого районирования, прослеживать историю всех родов и видов». Это положение, — заключает Камелин, — «важнейшее дополнение к географо-морфологическому методу, касающееся именно составляющей географической сущности... метода».

Позволю себе небольшое отступление от последовательного изложения главнейших идей, обсуждаемых в книге. Р. В. сейчас, возможно, один из главных «почитателей» идей и личности М. Г. Попова. Одна из фраз Камелина звучит подлинным апофеозом великому и в свое время недостаточно оцененному русскому ботанику-мыслителю. «Две самостоятельные обобщающие науки в ботанике — систематика и ботаническая география — с их достаточно независимыми оценками эволюционных явлений сомкнулись во флорогенетическом методе А. Энглера и М. Г. Попова». Видите, какова оценка!

Географо-морфологический метод, по справедливому суждению автора книги, не замкнут пределами известного комаровского «камчатского афоризма»: «Вид — это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». Метод открыт для новых методик, микрометодик, методов геносистематики и т. д.

Раздел «База работы систематики растений» очень советую прочитать прежде всего молодым ботаникам-систематикам. Автор «Лекций» очень подробно говорит о важности осуществления серийных сборов. Добавлю, что всегда желательно наблюдать, как это делают опытные коллекторы-систематики, ибо существует определенная разница в особенностях коллекционирования гербарных образцов между ботаниками-флористами и ботаниками-систематиками. Очень хороша характеристика мирового гербарного хозяйства. Увы, «виртуальные гербарии» и «виртуальные библиотеки», к сожалению, лишь отчасти могут это хозяйство заменить.

«Источники информации в систематике растений» — самый крупный раздел книги. Сразу приведу цитату из Р. В. Вот эта выдержка с некоторыми сокращениями: «есть такие группы, даже цветковых растений, которые мало исследовались (я бы заметил, мало исследовались в сравнительном плане. — *Г. Я.*) представителями частных ботанических дисциплин — анатомами и эмбриологами, палинологами, цитологами и генетиками и т. д. ...И тем не менее общий объем информации..., который подлежит освоить систематику, как правило, очень велик». Далее автор обсуждаемой книги развивает тезис, суть которого изложена в процитированном выше отрывке, но, подчеркну уже от себя, что все данные, полученные от тех или иных областей ботаники, надлежит, и так по сути почти всегда и делается, приме-

нять в сравнительном аспекте. Очевидно поэтому первый и, скорее всего, центральный подраздел главы озаглавлен «Сравнительно-морфологическая информация». Сравнительно-морфологическая информация основывается прежде всего на описательной морфологии. «И именно в описательной морфологии, но уже как типологическое обобщение... объектов... возникло и понятие обобщенного типа...». А далее от этой очень четко определенной позиции идет сравнение всего разнообразия биологических объектов с систематическими целями и далее самые разнообразные теории высокой морфологии, которая затем возвращается в систематику, обогатившись многими аспектами, которые позволяют систематикам использовать их в дальнейшем построении систем.

Следующим важным источником информации является палино-морфологическая информация. По мысли Р. В., палино-морфологическая информация, несмотря на то, что «число признаков пыльцы неизмеримо меньше по сравнению с признаками внешней морфологии», позволяет нередко определиться при выявлении гибридных типов. Особенно следует обратить внимание на исследование пыльцы с помощью сканирующих электронных микроскопов. Далее Камелин обсуждает значимость и возможности анатомической, биохимической, сравнительно-эмбриологической и цитологической (кариологической), иммунологической, паразитологической и генотипической (молекулярно-маркерной) информации (это то, что нередко называют геносистематикой). Я, пожалуй, не соглашусь с высказыванием Р. В. о фактическом отсутствии «физиологических подходов к эволюционным явлениям у высших растений». Таковые высказывались, но далеко не всегда учитывались систематиками или «натыкались на явное упрямство „биохимиков", абсолютно уверенных, „что биохимия" в широком смысле всегда выше морфологии».

Несколько страниц посвящено палеобиологической информации. В конечном итоге это единственный прямой источник информации, который может быть использован для познания собственно филогении растений. И хотя это база «дырява», как считал А. Энглер, но других способов познания многих процессов, происходивших у растений и для познания общих закономерностей эволюции растений, в целом нет. В разделе «Источники информации...» материалы по «генотипической информации» даны довольно «сухо» и почти формально. Однако, как затем выясняется, это сделано не без умысла. Генотипическая публика столь активно требует смены вех в систематике, что обойти этот вопрос Р. В., конечно, не мог. Поэтому в конце книги есть особая глава, о которой я упоминал в начале обзора «Филогения. Палеоботаника и геносистематика». И именно здесь Камелин расставляет все точки над i. Построить на данных любого из этих методов (палеоботанического и геносистематического) естественную, а тем более филогенетическую систему, скорее всего, невозможно по многим причинам, ибо в этих системах таксон определяет признаки, а не признаки таксон (как в искусственной системе). Но это не мешает использованию их для целей систематики наряду с другими подходами и методами.

И наконец, есть еще одна позиция, обсуждаемая в книге, которую необходимо упомянуть, ибо она дискуссионна. Точнее, это две позиции, тесно связанные между собой. Должен сразу заметить, что противоположных суждений, придерживаются систематики очень высокого научного «ранга». Согласно одной «тезе» (не буду называть авторов, ее поддерживающих, ибо их, кстати, немало), «все таксоны реально существуют в природе и задача систематика состоит в их выявлении и придании им определенного таксономического ранга». Другая ипостась, если хотите, «антитеза» состоит в ином — «таксон (выше вида) — всегда абстракция» и «таксон никогда не тождествен филуму (а тем более его срезу)». Что же у Р. В.? Он явно придерживается последней точки зрения. Одновременно в силу того, что темпы

эволюции в различных филумах весьма индивидуальны («закон Симпсона»), практически невозможно выравнивание ранга и объема таксонов в системах. Природа много более разнообразна и никаких ее выравниваний «допустить» не может.

Выше я почти дословно процитировал Камелина, и хотя суть цитаты несколько напоминает общеизвестное «природа не терпит (боится) пустоты» — суть различий в подходах очевидна. Читающие книгу, обратите внимание на список основной литературы. В нем интересующийся найдет, пожалуй, все главнейшие работы, относящиеся к разделу, который следовало бы назвать «систематика — одна из метанаук биологии». Учителя, попробуйте убедить своих учеников, будущих систематиков, прочесть хотя бы часть из них, хотя бы те работы, которые переведены на русский язык. Это доставит и пользу, и удовольствие участникам возможных дискуссий. «...Подобный процесс общения очень важен, потому что постепенно систематик находит для себя тех коллег, общение с которыми... для него превращается в способ укрепления себя в собственном мнении. Подобное общение и есть важнейший признак „школы"».

Завершая обзор книги Р. В. Камелина, приведу фразу из последнего ее раздела: «...систематика должна развиваться в своей классической форме, но чем дальше, тем больше обогащаться и знанием о молекулярных основах биосинтеза, и о возможных изменениях этих основ в ходе эволюции видов». Иными словами, не отнимайте у систематики систематику, но добавляйте новые знания и новые умения.

На завершающих страницах книги Р. В. Камелин предлагает возможную «Программу» спецкурса по теоретической систематике растений. Я довожу это до сведения читателей, но сознательно не воспроизвожу программу в обзоре. Те, кого книга заинтересовала, полагаю, найдут способ ее прочесть и воспользоваться в своей работе.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

© А. А. Мулдашев,[1] Л. Г. Наумова[2]

А. Я. Григорьевская, Е. А. Стародубцева, Н. Ю. Хлызова, В. А. Агафонов. Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж, 2004. 320 с.

A. A. MULDASHEV, L. G. NAUMOVA. *A. Ya. GRIGORJEVSKAYA, E. A. STARODUBTSEVA, N. Yu. KHLYZOVA, V. A. AGAFONOV.* ADVENTIVE FLORA OF VORONEZH REGION: HISTORICAL, BIOGEOGRAPHICAL, ECOLOGICAL ASPECTS. VORONEZH, 2004, 320 P.

[1] Институт биологии Уральского научного центра РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
[2] Башкирский государственный педагогический университет
450000 Уфа, ул. Октябрьской революции, 3а
E-mail: geobot@bashnet.ru
Поступила 23.05.2005

Один из наиболее ярких российских флористов второй половины XX в. В. Н. Тихомиров (1989)[1] писал о том, что процесс синантропизации флоры и растительности идет во всем мире, адвентивные виды повсюду приходят на место аборигенных, а сообщества синантропных растений сменяют естественные и повер-

[1] Работы, цитированные в монографии, в список литературы к рецензии не включены.

нуть этот процесс вспять уже невозможно. Однако если этот процесс нельзя остановить, то, необходимо хотя бы вести мониторинг за его протеканием и искать возможности ослабить его пагубное влияние. Процесс адвентивизации и его результаты — проблема, которую долгие годы активно исследуют многие зарубежные и отечественные специалисты (Миркин, Наумова, 2001, 2002). Особую роль для характеристики этого процесса играют детальные флористические исследования, которые поставляют материал для ботанико-географических и экологических обобщений. Рецензируемая монография подводит итог изучения процесса адвентивизации флоры достаточно обширного региона на юго-востоке Европейской России.

Вводная глава монографии «Проблемы формирования адвентивной флоры староосвоенных районов России» написана научным редактором книги А. А. Тишковым. Отметив, что биогеографические исследования сегодня переживают не лучшие времена, он пишет: «В сложившейся ситуации большое значение имеет выход в свет коллективной монографии воронежских ботаников, представляющей собой фундаментальное обобщение материалов, отражающих специфику формирования адвентивной флоры на территории Воронежской области» (с. 5).

Тишков анализирует проблему адвентивизации растительности и подчеркивает доминирование «долготных» путей миграции заносных видов и перспективы формирования «симметричных структур Южного и Северного полушарий» (пример — натурализация европейской биоты в Австралии и Новой Зеландии). Впрочем, по его мнению, происходят и широтные биотические обмены с расширением ареалов адвентивных видов. Интересна мысль автора о том, что далеко не всегда адвентивизация должна рассматриваться как негативный процесс. В частности, в населенных пунктах, где формируются достаточно устойчивые растительные сообщества, важно «наоборот, использовать те позитивные качества адвентивной флоры, которые позволяют ей осваивать новые местообитания и выигрывать у аборигенной флоры в жесткой конкурентной борьбе за свое право формировать группировки и сообщества (часто не только пионерные, но средних стадий сукцессии...)» (с. 9).

В небольшом разделе «От авторов» подчеркивается важность разработки системы контроля «флористического загрязнения» растительности особо охраняемых природных территорий. В этом разделе, к сожалению, не указан вклад разных авторов в написание книги.

Глава 1 — «Теоретические основы изучения и анализа адвентивного компонента региональной флоры». Авторы подчеркивают сложность процесса адвентивизации и неодинаковое влияние на автохтонную растительность разных инвазивных видов. Со ссылкой на Е. А. Шварца и др. (1993) авторы пишут о возможности блокирования восстановительной сукцессии агрессивным заносным видом. Подобного рода эффекты неоднократно отмечались в разных районах мира, в первую очередь в прериях США. Они соответствуют модели ингибирования Connel, Slatyer (1977). В степной зоне Башкортостана, к примеру, в наши дни восстановительную сукцессию блокирует *Cyclachaena xanthiifolia*.

Правомерна критика авторами формальных математических обобщений, выполненных Л. В. Хорун (2001), «доказывающих», что на протяжении 200 лет процесс адвентивизации флоры Тульской обл. протекал с одной скоростью. Авторы пишут: «Трудно предположить, что для Тульской обл. временной отрезок в 200 лет был достаточно однородным по историко-социальным процессам, способствующим проникновению видов на данную территорию» (с. 18). В то же время их общая негативная оценка использования математических методов («Следует отме-

тить, что при вскрытии биологических и экологических механизмов, обеспечивающих инвазию видов и трансформацию растительного компонента биоты, необходимо критически относиться к применению математических (статистических) приемов», с. 17) вряд ли справедлива. Следовало бы оговорить, что вред выявлению объективных закономерностей наносят лишь формальные методы, которые применяются без знания природы явлений, описываемых языком цифр (Тутубалин и др., 1999).

Полезен обзор терминов и понятий, который выполнили авторы. Они предлагают различать типы миграции по географическому масштабу переноса (трансконтинентальные, трансзональные, межзональные и внутризональные), при этом понятие зональности расширяется от широтных изменений до «долготного своеобразия земной поверхности».

Как «историческую веху» для разбиения заносных видов на археофиты и ксенофиты авторы принимают вторую половину XVII в. (чаще в качестве такой «вехи» используется время путешествий Х. Колумба, т. е. XV в.).

Авторы предлагают и достаточно детальную систему градаций натурализации видов: эфемерофит-эпекофит, эфемерофит-агриофит, колонофит-эпекофит, колонофит-агриофит, эпекофит, агриофит.

Целесообразно различение интродукции (преднамеренного перенесения видов) и индукции (непреднамеренного перенесения), соответственно виды разделяются на ксенофиты и эргазиофиты («беглецы» из культуры). В то же время спорно понятие «эргазиолипофиты», т. е. интродуценты, которые высажены на специально отведенных для этих целей участках (старые усадьбы, питомники, парки и др.) и растут там без ухода со стороны человека. Эти виды не натурализовались и не возобновляются. Таких видов в приведенном далее «Конспекте» довольно много (*Larix decidua*, *Pinus strobus*, *Aralia elata*, различные виды *Crataegus* и др.). В итоге сем. *Pinaceae* оказалось среди ведущих семейств, а род *Pinus* вообще оказался наиболее представленным в исследованной флоре, опередив такие традиционные адвентивные роды, как *Amaranthus* и *Atriplex*.

Впрочем, решение о целесообразности включения в адвентивную флору эргазиолипофитов может быть достигнуто только путем коллективной договоренности («мозгового штурма»). Возможно, этот процесс следует специально обсудить на одном из очередных совещаний по адвентивным флорам.

Авторы пишут и о том, что для принятия решения о месте конкретного вида в системе классификации адвентивной флоры часто просто недостаточно материала. Более того дискуссионно даже отнесение некоторых видов к адвентивным (например, *Amoria hybrida*, *Viola odorata*, *Lychnis chalcedonica*, *Hesperis matronalis*).

Глава 2 — «История изучения адвентивной флоры Воронежской области». История изучения заносных видов в исследованном регионе действительно богатая, ее открывают исследования 1940-х годов (Тарачков, 1854, 1861; Грунер, 1887; Шмальгаузен, 1895, 1897). В более позднее время список исследователей украшают имена Б. М. Козо-Полянского (1931, 1953) и С. В. Голицына (1947). Вклад в изучение адвентивных растений внес Н. С. Камышев (1953, 1959). В последние годы исследования адвентивной флоры продолжались (Камаева, 1966, 1974; Александрова, Барабаш, 1974, 1987; Печенюк и др., 1984; Григорьевская и др., 1990; Стародубцева и др., 1995; Агафонов и др., 1998; Хмелев, Хлызова, 2002).

Глава 3 — «Природные условия Воронежской области» — достаточно традиционна по содержанию. Общая площадь территории — 52.6 тыс. км^2, плотность населения 47 человек на 1 км^2, количество осадков — 750 мм/год, освоенность территории (доля пашни) достигает 80 %, а на долю лесов (дубравы, боры, березняки, осин-

ники) приходится 10 %. Участки степной растительности сохранились на склонах балок, в неудобьях, на песчаных террасах вдоль Дона и других рек.

Глава 4 — «История хозяйственного освоения территории и динамика формирования адвентивной флоры» — содержит богатую информацию о процессе становления адвентивной флоры исследованного региона. По В. И. Федотову (1985), авторы выделяют 4 стадии антропогенеза: начальную (40—4 тыс. лет до н. э.), раннюю (продолжительность 4.5 тысячелетия), среднюю (V—XVIII вв., однако фактически авторы отнесли к этой стадии и весь период антропогенеза XIX в.), зрелую (XX в.). Поскольку в течение последней стадии процесс адвентивизации флоры проходил особенно интенсивно, она разделена на 3 подпериода. Авторы присоединяются к Д. Р. Вайнеру (1991) в резкой критике деятельности «неистовых интродукторов». Приводится таблица «Предполагаемые изменения естественных растительных сообществ Воронежского заповедника в результате интродукции древесно-кустарниковых видов» из работы Л. М. Карлова (1940), которая поражает своей нелепостью. «Интродуктор» предлагал в сыром дубняке вместо осины рассадить орехи маньчжурский, серый и черный, кедр сибирский. Кедр сибирский должен был заместить местные виды и в большинстве других типов леса.

Самая большая по объему глава 5 — «Конспект адвентивной флоры», который составлен традиционно и тщательно. В него вошло 435 видов и, кроме того, дополнительно 60 видов, отнесение которых к адвентивным условно. Рецензенты могут сделать лишь частные замечания. Так, трудно согласиться с тем, что *Epilobium adenocaulon* рассмотрен как синоним *E. ciliatum*. Монограф кипрейных А. К. Скворцов (1996) относит его к «хорошим» видам. В то же время *Oenothera renneri*, включенный в список адвентивной флоры Воронежской обл., Скворцов рассматривает как синоним *O. villosa*.

Анализ адвентивной флоры (глава 6) выполнен также достаточно традиционно. Особый интерес представляет характеристика процесса натурализации, т. е. перехода заносных видов в стадию агриофитов, способных внедряться в естественные сообщества. Их общее число превышает 40 и включает такие виды, как *Echinocystis lobata*, *Parthenocissus inserta*, *P. quinquefolia* и др. Приводится также список потенциальных агриофитов. В составе заносных видов преобладают ксенофиты (401 вид), причем азиатского происхождения, хотя 84 вида — выходцы из Северной Америки и 6 — из Африки.

В главе 7 — «Очаги концентрации и пути расселения адвентивных растений» — рассматривается вклад в процесс адвентивизации водных артерий, железнодорожных и автомобильных магистралей, а также сознательно и стихийно создаваемых коллекций адвентивных видов. Специально рассматриваются специфические способы заноса — рекреация, пожары, аквариумистика, культура адвентивных растений, фитодизайн. Особый раздел посвящен специфике городов как очагов концентрации заносных видов. Во всех разделах приведен ценный фактический материал о каналах обмена видами между разными территориями, при этом авторы использовали значительный массив данных литературы и оригинальные материалы.

Книгу завершает «Заключение», в котором кратко резюмированы основные положения монографии.

Общая оценка книги высокая, она уникальна по широте охвата проблемы и насыщенности фактическим материалом. Воистину, это «пример, достойный подражания». Книга показала, что семена, посеянные основателями Воронежской школы ботаников, дали жизнеспособное потомство. Наконец, достоинство издания — достаточно большой тираж (1000 экз.), что делает ее доступной широкому кругу ботаников-профессионалов и студентов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Адвентивизация растительности: инвазивные виды и инвазибельность сообществ // Усп. соврем. биологии. 2001. Т. 121. № 6. С. 550—562.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 489—497.

Скворцов А. К. Onagraceae Juss. — Ослинниковые, кипрейные // Флора Восточной Европы. Т. IX. СПб., 1996. С. 299—316.

Тутубалин В. Н., Барабашева Ю. М., Григорян А. А. и др. Математическое моделирование в экологии: Историко-методологический анализ. М., 1999. 208 с.

Connell J. H., Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 3. N 982. P. 1119—1144.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.59 : 581.93 — Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 4

П. Л. Горчаковский, Н. В. Золотарева. Реликтовая степная растительность Ильменских гор на Южном Урале. Екатеринбург: Изд-во «Гоцiкин», 2004. 120 с.

V. V. TUGANAEV. *P. L. GORCHAKOVSKY, N. V. ZOLOTARYOVA.* RELICT STEPPE FLORA OF ILMEN MOUNTAINS IN THE SOUTH URAL. EKATERINBURG, 2004. 120 P.

Удмуртский университет
426034 Ижевск, ул. Красногеройская, 71
Поступила 31.08.2005

Книга посвящена эколого-ценотической и флористической характеристикам степной растительности, находящейся на значительном удалении от зоны степей, и если брать во внимание факт уникальности природы и истории Уральской горной страны, то становится понятной необходимость пристального рассмотрения указанного ботанико-географического объекта. Остается удивляться тому, как до настоящего времени, несмотря на тщательное изучение иных типов растительности Южного Урала, степи оставались вне сферы внимания. Теперь издан труд монографического характера, в котором степная растительность подвергнута флоро-геоботаническому изучению.

Во Введении указывается, что степи Ильменских гор имеют реликтовую природу и, несмотря на то что являются частью заповедника, подвергаются прямому или косвенному антропогенному воздействию. Геология, гидрография, рельеф, климат, почва и растительность охарактеризованы в главе «Природные условия района исследований». Из этого раздела узнаем, что часть степных растительных сообществ расположена на склонах гор в местах выхода на дневную поверхность серпентинитов и амфиболитов. Аналоги таких степей вряд ли можно найти в европейской части России.

Методикой исследований (глава 2) было предусмотрено использование стандартных приемов и характеристики больших (100 м^2) и малых (от 1 до 0.25 м^2) площадок, закладка профилей, снятие данных, характеризующих микроклимат изученных сообществ.

В 3-й главе дан конспект флоры, включающей 230 видов, приводятся данные о таксономической, экологической, ценотической, биоморфологической, географической структуре флоры, причем особое внимание уделено составу растений, характерных для каменистых степей.

Глава 4 — «Классификация и ценотическое разнообразие степной растительности» — содержит результаты подробного изучения 96 ассоциаций, представляющих 4 подтипа (каменистые, настоящие, луговые и кустарниковые) степного типа растительности. В основу классификации положен эколого-доминантный принцип, но хорошее знание растений, их экологии и приуроченности к определенным элементам рельефа позволило авторам объективно выявить синтаксономическое разнообразие степей.

Последний раздел (глава 5) характеризует топографические закономерности распределения степной растительности, выявленные путем заложения 10 профилей.

Книгу завершает Заключение.

Итоги исследований сводятся к установленному разнообразию степной растительности. В их составе имеются луговые разновидности (так называемые луговые степи), настоящие, кустарниковые и каменистые степи. Есть остепненные лиственничники и редкостойные сосняки с характерным травяным покровом из степных видов. Из всех степных сообществ авторы особо отмечают флористико-фитоценотический комплекс каменистых степей. Этот комплекс имеет сходство с аналогичной растительностью Алтая, Саян, Забайкалья и Северной Монголии, а отдельные элементы можно найти по всей Центральной и Восточной Европе.

Истоки флористического и ценотического своеобразия изученных степей следует искать в плиоцене. В плейстоцене и голоцене произошла существенная природно-климатическая трансформация, но, несмотря на это, характерный флоро-ценотический комплекс смог сохраниться и поэтому может считаться реликтовым эколого-флористическим комплексом. Специфика почвенно-грунтовой и гео-геоморфологической среды способствовала видообразованию, и этим, по-видимому, объясняется наличие эндемиков, поэтому вывод о том, что «горные и предгорные каменистые степи — не просто петрофильный вариант равнинных степей, а самобытный, более древний по сравнению с равнинными степями флористико-фитоценотический комплекс, внесший существенный вклад в формирование флоры равнинных степей» (с. 113), звучит вполне справедливо. Само собой разумеется, столь самобытные сообщества должны охраняться и на бумаге (законодательно), и на деле.

Академик П. Л. Горчаковский со своей ученицей Н. В. Золотаревой сделали хороший подарок исследователям по крайней мере ботанической географии Урала и сопредельных территорий.

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100) : 58

© Е. А. Глазкова,[1] А. Баршевскис[2]

ТРЕТЬЯ МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ИЗУЧЕНИЕ И ОХРАНА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В БАЛТИЙСКОМ РЕГИОНЕ» (ДАУГАВПИЛС, ЛАТВИЯ, 20—22 АПРЕЛЯ 2005 г.)

E. A. GLAZKOVA, A. BARŠEVSKIS. THIRD INTERNATIONAL CONFERENCE «RESEARCH AND CONSERVATION OF BIOLOGICAL DIVERSITY IN BALTIC REGION» (DAUGAVPILS, LATVIA, 20—22 APRIL 2005)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: eglazkova@pochta.ru; eglazkova@hotmail.com
[2] Daugavpils University
Latvia, LV-4801, Daugavpils, Vienības. str., 13
E-mail: zinpror@dau.lv; beetles@dau.lv
Поступила 16.05.2005

20—22 апреля 2005 г. в Даугавпилсском университете (г. Даугавпилс, Латвия, рис. 1) состоялась Международная конференция «Изучение и охрана биологического разнообразия в Балтийском регионе». Это третья по счету конференция, которая традиционно проходит в Даугавпилсском университете раз в два года, в конце апреля.

В работе конференции приняли участие около 120 человек из 45 организаций и 17 городов Латвии, Литвы, Эстонии, Польши, России и Белоруссии. Следует отметить, что число участников конференции в 2005 г. заметно выросло по сравнению с числом ученых, принявших участие в конференциях в 2001 г. (около 50 человек) и 2003 г. (70 человек). В состав Оргкомитета конференции входили представители Латвии, Литвы, Эстонии и Польши. Возглавлял Оргкомитет конференции, как и в предыдущие годы, проректор по науке Даугавпилсского университета, профессор **A. Barševskis.**

На церемонии открытия конференции с приветственной речью к ее участникам обратился профессор Даугавпилсского университета A. Škute. Пленарную сессию (рис. 2) открыл председатель Оргкомитета конференции A. Barševskis. На пленарном заседании было заслушано 7 докладов, затрагивающих некоторые общие проблемы изучения и охраны биологического разнообразия. После пленарной сессии состоялась поездка на базу отдыха, расположенную на территории природного парка «Silene», на берегу живописного оз. Сила, примерно в 25 км от г. Даугавпилса и в 5 км от белорусской границы. Участникам конференции была предоставлена прекрасная возможность для знакомства и неформальных дискуссий.

21—22 апреля в Даугавпилсском университете проходили секционные заседания. Работа велась в рамках 4 секций «Флора и охрана растений», «Фауна и охрана животных», «Озера, реки и морские экосистемы», «Генетическая основа биораз-



Рис. 1. Даугавпилсский университет, Латвия.

Фото Е. Глазковой.



Рис. 2. На пленарной сессии.

Фото А. Баршевскиса.

Рис. 3. P. Evarts-Bunders открывает заседание секции «Флора и охрана растений».

Фото А. Баршевскиса.



Рис. 4. Заседание секции «Флора и охрана растений».

Фото А. Баршевскиса.

нообразия». В работе ботанической секции (рис. 3, 4), председателем которой был **P. Evarts-Bunders** (Даугавпилсский университет), приняли участие 28 ботаников, в том числе 3 представителя России: **Е. А. Глазкова** и **А. Н. Сенников** (оба — Ботанический институт РАН), **А. Ю. Доронина** (С.-Петербургский гос. университет). За 2 дня работы секции был заслушан 21 доклад, еще 5 докладов были представлены в виде стендовых. На заседаниях ботанической секции рассматривались проблемы систематики, географии и экологии отдельных групп растений, дендрологии, флористики, а также теоретические и методические вопросы динамики и мониторинга растительности. Детальную информацию о тематике и содержании выступлений и стендовых докладов можно получить, ознакомившись со сборником материалов конференции (3rd International conference..., 2005).

В рамках конференции была организована выставка фотографий «Природный заповедник Мориксала» (Moricsala Nature Reserve), на которой были представлены 33 фотографии, сделанных Barševskis. Заповедник Мориксала, основанный еще в 1912 г., расположен на северо-западе Латвии, в Вентспилском районе, и включает в себя часть залива оз. Усмас и о-в Мориксала. Эта территория представляет исключительный интерес, поскольку на острове, покрытом типичным широколиственным лесом, сохранились старовозрастные дубы, липы, клены и вязы. Более 90 лет эта территория остается не затронутой деятельностью человека и представляет собой уникальный островок природы, отличающийся значительным биоразнообразием. Представленные на выставке фотографии как нельзя лучше дают представление об уникальной природе заповедника, являющегося «жемчужиной» Латвии.

Следует отметить дружескую и непринужденную атмосферу, в которой проходила конференция. Несмотря на абсолютное большинство ученых из Латвии и Литвы, официально рабочими языками конференции были объявлены английский и русский, и большинство участников конференции (в том числе и многие прибалтийские коллеги) предпочитали делать доклады и отвечать на вопросы на русском языке. На протяжении всей конференции не ощущалось никакого языкового барьера.

На заключительном заседании **A. Barševskis** поблагодарил всех участников конференции за плодотворную работу и высказал надежду на дальнейшее сотрудничество и увеличение числа участников конференции в будущем.

Следующую конференцию планируется провести в Даугавпилсском университете в апреле 2007 г.

Благодарности

От лица всех участников конференции хочется выразить благодарность руководству Даугавпилсского университета и членам Оргкомитета за прекрасную подготовку и проведение конференции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

3rd International Conference «Research and conservation of biological diversity in Baltic Region». Daugavpils University, Daugavpils, Latvia. April 20—22, 2005. Book of abstracts. Daugavpils, 2005. 168 p.

УДК 581.9

Бот журн., 2006 г., т. 91, № 4

© С. В. Саксонов, Н. В. Конева

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ: ЧЕТВЕРТЫЕ ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ (4—6 АПРЕЛЯ 2005 г. ТОЛЬЯТТИ)

S. V. SAKSONOV, N. V. KONEVA. THEORETICAL PROBLEMS OF ECOLOGY AND EVOLUTION: THE FOURTH READINGS OF LUBISHCHEV (APRIL, 4—6, 2005. TOLYATTI)

Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10
Факс (8482) 48-95-04
E-mail: ievbras2005@mail.ru
Поступила 07.07.2005

Чтения «Теоретические проблемы экологии и эволюции», проходящие начиная с 1990 г. в юбилейные дни рождения Александра Александровича Любищева (1890—1972), всегда привлекают внимание исследователей различных областей естествознания и истории науки.

Чтения 2005 г., проходившие в г. Тольятти, были насыщены и чрезвычайно интересны всем, кто занимается теоретическими проблемами экологии. На этот раз большинство докладов было посвящено проблеме типов эколого-ценотических стратегий. Специально для обсуждения этой проблемы директор Института экологии Волжского бассейна член-корреспондент РАН Г. С. Розенберг впервые перевел на русский язык наиболее часто цитируемую работу Д. Грайма «Классификация растительности по соотношению стратегий».

Не лишне отметить, что приоритет открытия типов стратегий жизни организмов как важнейшей интегральной характеристики экологии вида принадлежит русской школе фитоценологов-континуалистов, ярким представителем которой являлся Л. Г. Раменский. Выделенные им в 1935 г. 3 ценотипа (стратегии): виоленты — «львы», патиенты — «верблюды» и эксплеренты — «шакалы» были незаслуженно забыты. Переоткрытие теории жизненных стратегий принадлежит D. Grime (1974), который не был знаком с работой Раменского. В настоящее время система стратегий носит название «система Раменского—Грайма».

В настоящем сообщении мы обратимся к той части чтений, где были представлены ботанические доклады (Теоретические..., 2005). В силу того что материалы чтений опубликованы ограниченным тиражом (100 экз.) и, как предыдущие сборники, являются библиографической редкостью, позволим себе несколько подробнее рассказать об опубликованных докладах.

В начале хотелось бы несколько слов сказать о мемориальной части чтений. **Р. Г. Баранцев** (СПбГУ) подготовил большой материал под заголовком «Любищев в моей судьбе». В автобиографическом докладе Р. Г. Баранцев опубликовал свою переписку с А. А. Любищевым в 1965—1970 гг., а также сообщил о судьбе и обработке обширнейшего эпистолярного наследия натуралиста. Здесь же впервые публикуется письмо-ответ **Е. А. Равдель**, дочери А. А. Любищева, на тенденциозную статью **Л. Богданова** в журнале «Химия и жизнь» (1994. № 11. С. 36—40), которая перепечатана в сборнике материалов чтений.

В унисон с Е. А. Равдель в трудах чтений опубликованы важные материалы — письмо **М. Д. Голубовского** «Сложность этики и кощунство простоты» и **Р. Г. Баранцева** «Презумпция диадности». Из них можно узнать о сложной жизни А. А. Любищева и судьбе его идей.

Ботаническая часть чтений была представлена 10 из 26 заявленных на чтения докладов. Их краткое изложение приведено ниже.

Н. И. Бобровская (Ботанический институт РАН) в сообщении «Особенности стратегии адаптации к засухе растений степных и полупустынных сообществ» акцентировала внимание на то, что растения зональных сообществ пустынных степей и остепненных пустынь Северной Гоби и различных подзональных вариантов степей и пустынь Монголии имеют различную стратегию адаптации. У степных растений она в большей степени связана с лабильностью их реакции на изменяющиеся условия среды обитания. У центральноазиатских растений осуществляется та стратегия, при которой преимущества получают виды, чьи адаптивные свойства направлены на ослабление зависимости от условий среды обитания (за счет снижения интенсивности обменных процессов).

А. Н. Давыдычев и **А. Ю. Кулагин** (Институт биологии Уфимского НЦ РАН — ИБ Уф. НЦ РАН) в сообщении «Ценопопуляции пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) на Южном Урале: онтогенетические аспекты естественного подпологового возобновления» показали, что у пихты сибирской имеется значительный адаптационный потенциал как вида-лесообразователя. В различных природно-климатических условиях включаются разные адаптивные механизмы. Многообразие путей онтогенеза и способность к вегетативному размножению позволяют пихте сибирской сохранить свои позиции в составе коренных темнохвойных лесов.

В. Н. Ильина (Самарский государственный педагогический университет) в сообщении «Повторное отрастание копеечников при выпасе и палах» подвела итоги изучения представителей рода *Hedysarum* (*H. grandiflorum* Pall., *H. rasoumovianum* Fisch. et Helm., *H. gmelinii* Ledeb. и *H. argyrophyllum* Ledeb.) в условиях пасквальной и пирогенной нагрузок в Самарской и Оренбургской областях. Отмечено негативное влияние указанных факторов на популяции копеечников.

Л. М. Кавеленова и **С. А. Розно** (Самарский государственный педагогический университет) в сообщении «К трансформации эколого-ценотических стратегий древесных растений в урбосреде и при интродукции» отметили, что в силу возрастания неблагоприятных условий города, древесные растения, адаптируясь к последним, изменяют свои жизненные стратегии от виолентов к патиентам. Клен ясенелистный в условиях естественного ареала относится к патиентам, а в городской среде — к эксплерентам.

Э. Г. Коломыц (Институт экологии Волжского бассейна — ИЭВБ РАН) в сообщении «Реакция экосистем зонального экотона леса и степи на современное глобальное потепление» показал, что территориальное дробление функциональных экосистемных структур — неизбежное явление, сопровождающее процесс аридизации экосистем. Оно должно приводить к росту мозаичности природно-территориальной структуры региона.

А. А. Кулагин и **О. И. Глобус** (ИБ Уф. НЦ РАН) в сообщении «Пути повышения устойчивости древесно-кустарниковой растительности к действию техногенных факторов» подчеркнули, что использование препарата «Рифтал» — синтетического стимулятора роста растений, разработанного в Башкирском университете, способствует повышению устойчивости растений к воздействию агрессивной урбосреды.

М. А. Магомедова (Институт экологии растений и животных УрО РАН) в сообщении «О возможности дифференциации лишайников по типам эколого-ценотических стратегий» показала, что лишайники, относимые к стресс-толерантам, могут быть дифференцированы как виолент-патиенты (например, *Cladina stellaris*) и эксплерент-патиенты (например, вида рода *Umbilicaria*).

Е. Э. Мучник (ВНИИ природы) в сообщении «Антропогенная трансформация лихенофлоры (основные тенденции)» сделано предположение, что антропогенная трансформация ландшафтов может привести к формированию «эндемов техногенных субстратов».

С. В. Саксоновым, М. Н. Кузнецовой, А. В. Лобановой и **Н. В. Коневой** (ИЭВБ РАН и Ульяновский государственный педагогический университет) в сообщении «Жизненная стратегия и онтогенез шаровницы крапчатой (*Globularia punctata*, *Globulariaceae*) в условиях реликтового ареала» определен стресс-толерантный тип эколого-ценотической стратегии этого реликтового вида.

М. В. Шустов (ИЭВБ РАН) в сообщении «О новых типах эколого-ценотических стратегий лишайников» подчеркнул, что, изучая эколого-ценотические стратегии лишайников в конкретных фитоценозах, можно оперировать понятиями эксплерентности, патиентности и виолентности.

Таким образом, участники чтений показали возможность использования системы типов стратегий Раменского—Грайма на различных объектах исследования и перспективность этого подхода в экологии растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Любищевские чтения) / Отв. ред. чл.-корр. РАН, д. б. н., проф. Г. С. Розенберг. Тольятти, 2005. 255 с.

Grime J. P. Vegetation classification by reference to strategis // Nature. 1974. Vol. 250. N 5. P. 26—31.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 4)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 4)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 4)

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» во II полугодии 2006 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась в I полугодии 2006 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2006» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на II полугодие 2006 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АРСМИ при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20.

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (095) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
во II полугодии 2006 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________
____

Местонахождение: почтовый индекс ____________ область (край, респ.) ______________________
город______________________ул.____________________дом ______корп. ____________
код+тел.______________________ факс ____________ e-mail ______________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________
____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество подписных изданий (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано подписных комплектов на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								550	
70112	Биологические мембраны	3								750	
27233	Биология внутренних вод	2								600	
71151	Биология моря	3								700	
71150	Биоорганическая химия	6								650	
70054	Биохимия	6								650	
70056	Ботанический журнал	6								600	
70147	Вопросы ихтиологии	3								750	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								750	
70211	Генетика	6								650	
70219	Геохимия	6								600	
70244	Доклады РАН	18								1050	
70284	Журнал аналитической химии	6								650	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								750	
70293	Журнал общей биологии	3								700	
70294	Журнал общей химии	6								700	
70292	Журнал неорганической химии	6								400	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество подписных изданий (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано подписных комплектов на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								700	
70296	Журнал прикладной химии	6								750	
70299	Журнал физической химии	6								750	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								650	
70333	Зоологический журнал	6								600	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								750	
70430	Кинетика и катализ	3								750	
70438	Коллоидный журнал	3								750	
71057	Координационная химия	6								650	
70495	Лесоведение	3								600	
70561	Микология и фитопатология	3								600	
70540	Микробиология	3								750	
70562	Молекулярная биология	3								800	
88744	Нейрохимия	2								750	
70359	Неорганические материалы	6								650	
70617	Нефтехимия	3								650	
70669	Океанология	3								800	
70676	Онтогенез	3								550	
70690	Палеонтологический журнал	3								700	
70743	Паразитология	3								550	
70701	Почвоведение	6								600	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								700	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								650	
70777	Радиохимия	3								750	
70786	Растительные ресурсы	2								700	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								650	
70810	Сенсорные системы	2								550	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								650	
71003	Успехи современной биологии	3								550	
71007	Успехи физиологических наук	2								650	
71025	Физиология растений	3								750	
71152	Физиология человека	3								750	
71068	Химическая физика	6								600	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество подписных изданий (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано подписных комплектов на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
71051	Химия высоких энергий	3								600	
71052	Химия твердого топлива	3								650	
71063	Цитология	6								550	
71113	Электрохимия	6								650	
71110	Энтомологическое обозрение	2								800	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ________________________________

(*прописью*)

____

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств масовой информации (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (095) 105-56-84, 105-56-85, факс (095)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (095) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
во II полугодии 2006 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс______________ область (край, респ.) ______________
город______________ул.______________дом ______корп. ______________
код+тел.______________ факс ______________ e-mail ______________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество подписных изданий (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано подписных комплектов на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								650	
70010	Акустический журнал	3								750	
70237	Алгебра и анализ	3								700	
70030	Астрономический вестник	3								550	
70024	Астрономический журнал	3								750	
70053	Биофизика	3								750	
70134	Водные ресурсы	3								750	
70162	Вулканология и сейсмология	3								600	
70217	Геология рудных месторождений	3								650	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								700	
70215	Геоморфология	2								600	
70228	Геотектоника	3								650	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								650	
70253	Дефектоскопия	6								550	
70239	Дискретная математика	2								450	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество подписных изданий (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано подписных комплектов на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70244	Доклады РАН	18								1050	
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								450	
70298	Журнал технической физики	6								650	
70303	Журнал экспериментальной и теоретической физики	6								850	
70324	Записки Всероссийского минералогического общества	3								650	
70335	Защита металлов	3								600	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								700	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								700	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								700	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								600	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								700	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								750	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								750	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								650	
70363	Известия русского географического общества	3								550	
70420	Исследования Земли из космоса	3								700	
70459	Космические исследования	3								650	
70447	Кристаллография	3								800	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								600	
70560	Математические заметки	6								350	
70512	Математический сборник	6								400	
70502	Математическое моделирование	6								500	
70571	Микроэлектроника	3								550	
70670	Оптика и спектроскопия	6								750	
70642	Петрология	3								600	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								550	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								650 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								700	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейронные исследования	6								600	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество подписных изданий (*впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы*)						Всего заказано подписных комплектов на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70706	Прикладная математика и механика	3								800	
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								550	
70741	Проблемы передачи информации	2								550	
70776	Радиотехника и электроника	6								650	
70797	Расплавы	3								550	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								600	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								400	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								600	
70967	Теплофизика высоких температур	3								750	
71002	Успехи математических наук	3								550	
70361	Физика Земли	6								650	
71034	Физика и техника полупроводников	6								650	
71059	Физика и химия стекла	3								750	
71033	Физика металлов и металловедение	6								600	
71058	Физика плазмы	6								650	
71023	Физика твердого тела	6								750	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								400	
71140	Ядерная физика	6								750	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится <u>только</u> после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (095) 105-56-84, 105-56-85, факс (095)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» во II полугодии 2006 г. с доставкой по почте через Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) ______

Ф.И.О. (полностью) ______
Место работы и должность ______
Полный почтовый адрес ______
телефон ______ e-mail ______

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______

Индекс	Наименование журналов	На 2006 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплектов	Итого: сумма в рублях
		январь	февраль	март	апрель	май	июнь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (095) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (095) 334–74–50 и 105-56-84, 105-56-85, или электронный адрес: irab@arsmi.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (095) 105-56-84, ЗАО «АРСМИ», 105-56-85, факс (095)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 4. 521—648.*